87

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

87. BAND. — JAHRGANG 1900.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL

Professor der Botanik in München.

Mit XVII Tafeln und 167 Textfiguren.

MARBURG.
N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.
1900.

Mo. Bot. Garden,
1901.

SHOUT
SHARE
IT

Inhaltsverzeichniss.

I. Abhandlungen.

Seite

ANHEISSER, Roland, Ueber die aruncoide Blattspreite 64
ARNOLDI, W., Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen . . . 46
— — Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen 194
— — Ueber die Ursachen der Knospenlage der Blätter 440
BILLINGS, F. H., Ueber Stärke corrodirende Pilze und ihre Beziehung zu Amylotrogus Roze 288
BRENNER, Wilhelm, Untersuchungen an einigen Fettpflanzen . . . 387
BURNS, George P., Beiträge zur Kenntniss der Stylidiaceen . . . 313
FAMILLER, Dr. J., Ueber die verschiedenen Blattformen von Campanula rotundifolia L 95
GIESENHAGEN, K., Das neue botanische Institut im Garten zu Peradeniya auf Ceylon 299
KARSTEN, G., Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeïs, Surirella und Cymatopleura 253
KÜSTER, Ernst, Beiträge zur Kenntniss der Gallenanatomie 117
OSTERHOUT, W. J. V., Befruchtung bei Batrachospermum 109
RACIBORSKI, M., Ueber die Vorläuferspitze 1
— — Morphogenetische Versuche 25
— — Ueber myrmecophile Pflanzen 38
RAUWENHOFF, N. W. P., Zur Abwehr 284
RÖSSLER, Wilhelm, Beiträge zur Kleistogamie 479
ROTHERT, W., Ueber Sclerotien in den Früchten von Melampyrum pratense 98
TAMMES, Tine, Ueber die Verbreitung des Carotins im Pflanzenreiche . 205
WISSELINGH, C. van, Ueber Kerntheilung bei Spirogyra 355
— — Ueber mehrkernige Spirogyrazellen 378

II. Abbildungen.

A. Tafeln.

Tafel I bis III zu Arnoldi, Gymnospermen.
Tafel IV zu Anheisser, Ueber die aruncoide Blattspreite.
Tafel V zu Osterhout, Batrachospermum.
Tafel VI zu Arnoldi, Gymnospermen.
Tafel VII zu Tammes, Carotin.
Tafel VIII bis X zu Karsten, Cocconeïs, Surirella und Cymatopleura.
Tafel XI und XII zu Billings, Amylotrogus Roze.
Tafel XIII und XIV zu Burns, Stylidiaceen.
Tafel XV zu Wisselingh, Spirogyra.
Tafel XVI und XVII zu Rössler, Beiträge zur Kleistogamie.

B. Textfiguren.

8 Fig. zu **Raciborski**, Vorläuferspitze.
9 Fig. zu **Raciborski**, Morphogenetische Versuche.
6 Fig. zu **Raciborski**, Myrmecophile Pflanzen.
3 Fig. zu **Familler**, Campanula rotundifolia L.
21 Fig. zu **Küster**, Gallenanatomie.
45 Fig. zu **Burns**, Stylidiaceen.
13 Fig. zu **Wisselingh**, Spirogyrazellen.
15 Fig. zu **Brenner**, Fettpflanzen.
46 Fig. zu **Arnoldi**, Knospenlage der Blätter.
1 Fig. zu **Rössler**, Kleistogamie

III. Litteratur.

FISCHER, Dr. Alfred, Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas . 501
GESSMANN, G. W., Die Pflanze im Zauberglauben 249
GRADMANN, Dr. Robert, Das Pflanzenleben der schwäbischen Alb . . 116
HEMPEL, G., und WILHELM, K., Die Bäume und Sträucher des Waldes 249
HUSNOT, P., Graminées. Descriptions, figures et usage des graminées spontanées et cultivées de France, Belgique, Iles Britanique, Suisse . 249
JOHANNSEN, W., Das Aetherverfahren beim Frühtreiben mit besonderer Berücksichtigung der Fliedertreiberei 248
KLEBAHN, H., Culturversuche mit Rostpilzen 307
MALINVAUD, Classification des espèces et hybrides du genre Mentha . 250
MEDDELANDEN, från Stockholms Högskolas botaniska institut . . . 308
SCHROETER, Prof. Dr. C., Taschenflora des Alpenwanderers . . . 308
STRASBURGER, E., NOLL, F., SCHENCK, H., und SCHIMPER, A. F. W., Lehrbuch der Botanik 116
WARBURG, O., Monsunia. Beiträge zur Kenntniss der Vegetation des süd- und ostasiatischen Monsungebietes 248
WIESNER, Jul., Die Rohstoffe des Pflanzenreiches 500
WINKLER, Hans, Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma 308
WOENIG, Fr., Die Pustenflora der grossen ungarischen Tiefebene . . 249

IV. Eingegangene Litteratur.

S. 250, 310, 502.

Heft I (S. 1—116) erschien am 8. Februar 1900, Heft II (S. 117—252) am 12. April 1900, Heft III (S. 253—312) am 30. Juni 1900, Heft IV (S. 313—504) am 5. Oktober 1900.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

87. BAND. — JAHRGANG 1900.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL

Professor der Botanik in München.

Heft I mit 5 Tafeln und 26 Textfiguren.

Erschienen am 8. Februar 1900.

Inhalt: M. RACIBORSKI, Ueber die Vorläuferspitze . . . . Seite 1— 25
M. RACIBORSKI, Morphogenetische Versuche . . . . „ 25— 37
M. RACIBORSKI, Ueber myrmecophile Pflanzen . . . . „ 38— 45
W. ARNOLDI, Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen . . . . . „ 46— 63
ROLAND ANHEISSER, Ueber die aruncoide Blattspreite . . . . . . „ 64— 94
Dr. J. FAMILLER, Die verschiedenen Blattformen von Campanula rotundifolia L. „ 95— 97
W. ROTHERT, Ueber Sclerotien in den Früchten von Melampyrum pratense „ 98—108
W. J. V. OSTERHOUT, Befruchtung bei Batrachospermum . . . . . „ 109—115
LITTERATUR: E. Strasburger, F. Noll, H. Schenck und A. F. W. Schimper, Lehrbuch der Botanik. — Dr. Robert Gradmann, Das Pflanzenleben der schwäbischen Alb . . . . „ 116

MARBURG.
N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.
1900.

Bemerkung.

Das Honorar beträgt 20 Mk. pro Druckbogen, für die Litteraturbesprechungen 30 Mk. Die Mitarbeiter erhalten 30 Sonderabdrücke kostenfrei. Wird eine grössere Anzahl gewünscht, so werden für Druck und Papier berechnet:

Für	10	Exemplare	pro	Druckbogen	Mk.	1.20;	pro	einfarb.	einfache	Tafel	Mk.	—.30
„	20	„	„	„	„	2.50	„	„	„	„	„	—.60
„	30	„	„	„	„	3.80	„	„	„	„	„	—.90
„	40	„	„	„	„	5.—	„	„	„	„	„	1.20
„	50	„	„	„	„	6.50	„	„	„	„	„	1.50
„	60	„	„	„	„	8.—	„	„	„	„	„	2.—
„	70	„	„	„	„	9.20	„	„	„	„	„	2.50
„	80	„	„	„	„	10.50	„	„	„	„	„	3.—
„	90	„	„	„	„	12.—	„	„	„	„	„	4.—
„	100	„	„	„	„	15.—	„	„	„	„	„	5.—

Dissertationen, Abhandlungen systematischen Inhalts, sowie solche, von welchen über 100 Sonderabdrücke hergestellt werden, werden nicht honorirt; für solche, die umfangreicher als 4 Bogen sind, werden nur 4 Bogen honorirt; die Kosten für Abbildungen und Tafeln hat bei Dissertationen der Verfasser zu tragen. Da bei diesen von der Verlagshandlung nur die Herstellungskosten berechnet werden, so muss dieselbe Baarzahlung nach Empfang zur Voraussetzung machen. Bei fremdsprachlichen Manuskripten hat der Verfasser die Kosten der Uebersetzung zu tragen. Die Zahlung der Honorare erfolgt nach Abschluss eines Bandes. Der Bezugspreis eines Bandes beträgt 20 Mark. Jedes Jahr erscheint ein Band im Umfang von mindestens 30 Druckbogen; nach Bedürfniss schliessen sich an die Jahrgänge Ergänzungsbände an, welche besonders berechnet werden.

Manuskripte und Litteratur für die „Flora" sind an den Herausgeber Herrn Prof. Dr. Goebel in **München**, Nymphenburgerstr. 50/III zu senden, Korrekturen an die Druckerei von Valentin Höfling, München, Lämmerstrasse 1. Alle geschäftlichen Anfragen etc. sind zu richten an die unterzeichnete Verlagshandlung.

N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung
Marburg (Hessen-Nassau).

Ueber die Vorläuferspitze.

(Beiträge zur Biologie des Blattes.)

Von

M. Raciborski.

(Mit 8 Figuren.)

Das Vorauseilen der Stammentwickelung vor der Blattentfaltung ist den meisten Lianen eigenthümlich. Schon an den kleineren europäischen Schlingpflanzen merkbar, tritt diese Erscheinung an den grossen, holzigen, in den hohen Baumkronen sich verzweigenden Lianen der tropischen Wälder viel stärker hervor und fesselt, als eines der charakteristischen Merkmale der Tropenvegetation, die Aufmerksamkeit des Beobachters.

Die vertical nach oben wachsenden Schösslinge der Schlingpflanzen sind je nach dem Alter und der Stärke der Pflanze verschieden stark entwickelt. Viele junge Pflanzen entbehren dieselben gänzlich, sogar eine so schnell wachsende Schlingpflanze wie die Convolvulacee Stictocardia cordiaefolia; von Combretum argenteum erwähnte dieselbe Erscheinung schon Ch. Darwin (Lebensweise der kletternden Pflanzen. Deutsche Ausgabe 1876 pag. 32). Erst nachdem die Pflanze genügend stark ist, reichliche Blätter trägt, an den Stützbäumen bis an die besonnte Oberfläche des Blattdaches kommt, treten aus zahlreichen Achselknospen — sogar aus den schlafenden Augen der Stammbasis — besonders starke, lange, schnell wachsende, kräftig nutirende Schösslinge hervor, an welchen das oben erwähnte Vorauseilen der Stammentwickelung vor der Blattentwickelung besonders scharf vor die Augen tritt. Haberlandt hat in seiner „Botanischen Tropenreise“ eine recht bildliche Darstellung dieser Langtriebe, die, raketenartig aus dem Gebüsch und den Baumkronen hervorragend, wie riesige, schlanke Polypenarme in weitem Umkreis nach stützenden Aesten und Zweigen suchen (pag. 152), geliefert.

Diese Geisseln, welche, im Gegensatz zu der gewöhnlichen Lebensweise der Lianen, befähigt sind, eine gewisse Zeit ihrer Jugendstadien ohne eine Stütze vertical aufrecht zu wachsen, rotiren unaufhörlich mit ihrer Spitze, grosse Kreise beschreibend. Die Arbeit, welche sie dabei leisten, hängt von der Länge der rotirenden Spitze und von ihrer Schwere ab; die letztere ist aber in erster Linie abhängig von der Schwere der seitlichen Organe, der Blätter. Je leichter die Blätter sind, ein desto längerer Spross kann bei demselben Arbeitsaufwand rotiren, und desto grösser ist für die Pflanze die Wahrscheinlichkeit, eine neue Stütze zu erreichen.

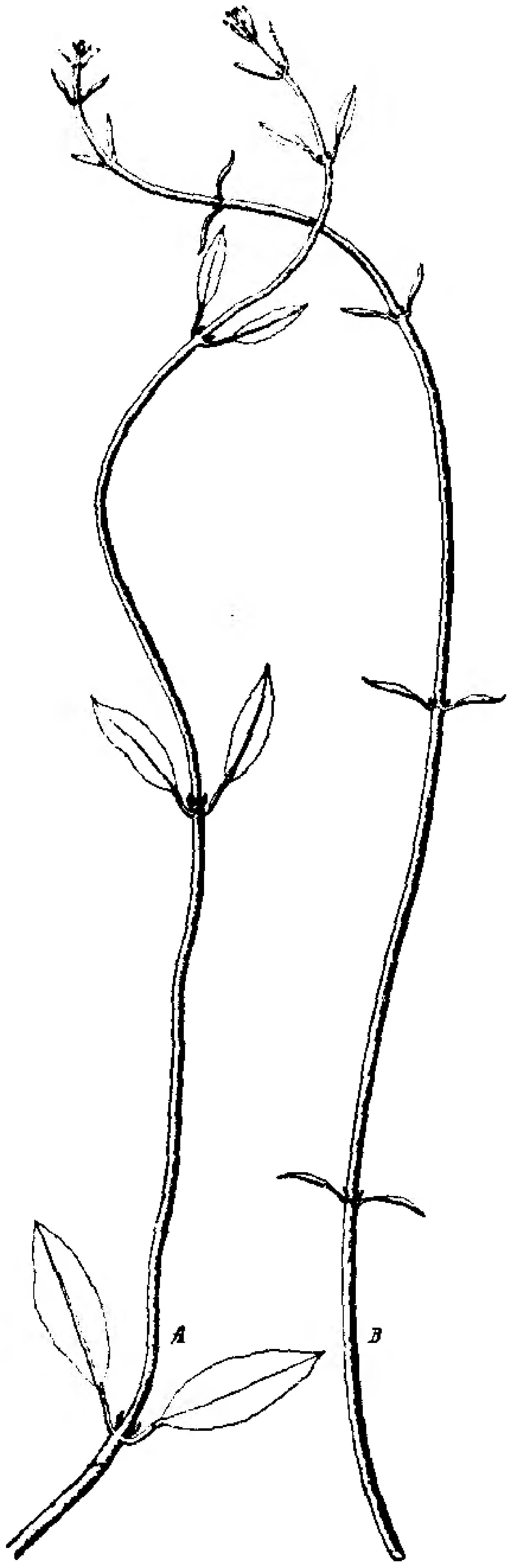


Fig. 1. **Banisteria aurea.** Zwei windende Langtriebe; ein mit grossen Blättern vensehener ist an einer Stütze gewachsen, der andere mit kleinen Blättern dagegen stützenlos. (1/3.)

Die Anpassungen der Lianen, durch welche das Gewicht der seitlichen Organe an den frei ragenden Langtrieben ad minimum zurückgeführt wird, kann man in zwei Gruppen theilen: in physiologische und in morphologische.

Betrachten wir eine beliebige Schlingpflanze aus der Familie der Menispermaceae, Malpighiaceae, Combretaceae etc., die an dem Waldrande wächst, dann können wir leicht bemerken, dass manche der langen, windenden Triebe keine Stütze erreicht haben, anfangs vertical nach oben wachsen, dann bogig zur Seite neigen, endlich nach unten wie die Aeste eines sog. Trauerbaumes überhängen. In den letzten Fällen ist die Biegungsfestigkeit des Zweiges durch sein Gewicht überschritten. Vergleichen wir nun die Blätter der Sprosse, die eine Stütze erreicht haben, mit denjenigen der nach der Stütze suchenden, so bemerken wir Differenzen in der Schnelligkeit der Blattentfaltung, in der Grösse der Blätter, endlich in der Lebensdauer derselben.

Die Differenz in der Grösse der Blätter fällt leicht in die Augen, und ich gebe hier als Erläuterung dafür die Abbildungen der Zweigspitzen der Banisteria aurea (Fig. 1) und der Apocynacee sp. (Fig. 2), von denen je ein Zweig (Fig. 1*A* und 2*A*) um eine Stütze gewunden war, der andere (Fig. 1*B* und 2*B*) frei in der Luft nutirte. Die Differenz in der Grösse der Blätter in derselben Entfernung von der Vegetationsspitze ist auffallend gross; an den frei schwebenden Langtrieben bleiben die Blätter klein und wenig entwickelt, während ihre Entwickelung an den windenden Trieben beschleunigt wird.

Die Retardirung des Laminarwachsthums der Blätter an den freien Langtrieben zeigen deutlich die Messungen. Ich gebe hier die Messungen mehrerer frei wachsender und um eine Stütze sich windender Langsprosse der Apocynee Beaumontia grandiflora.

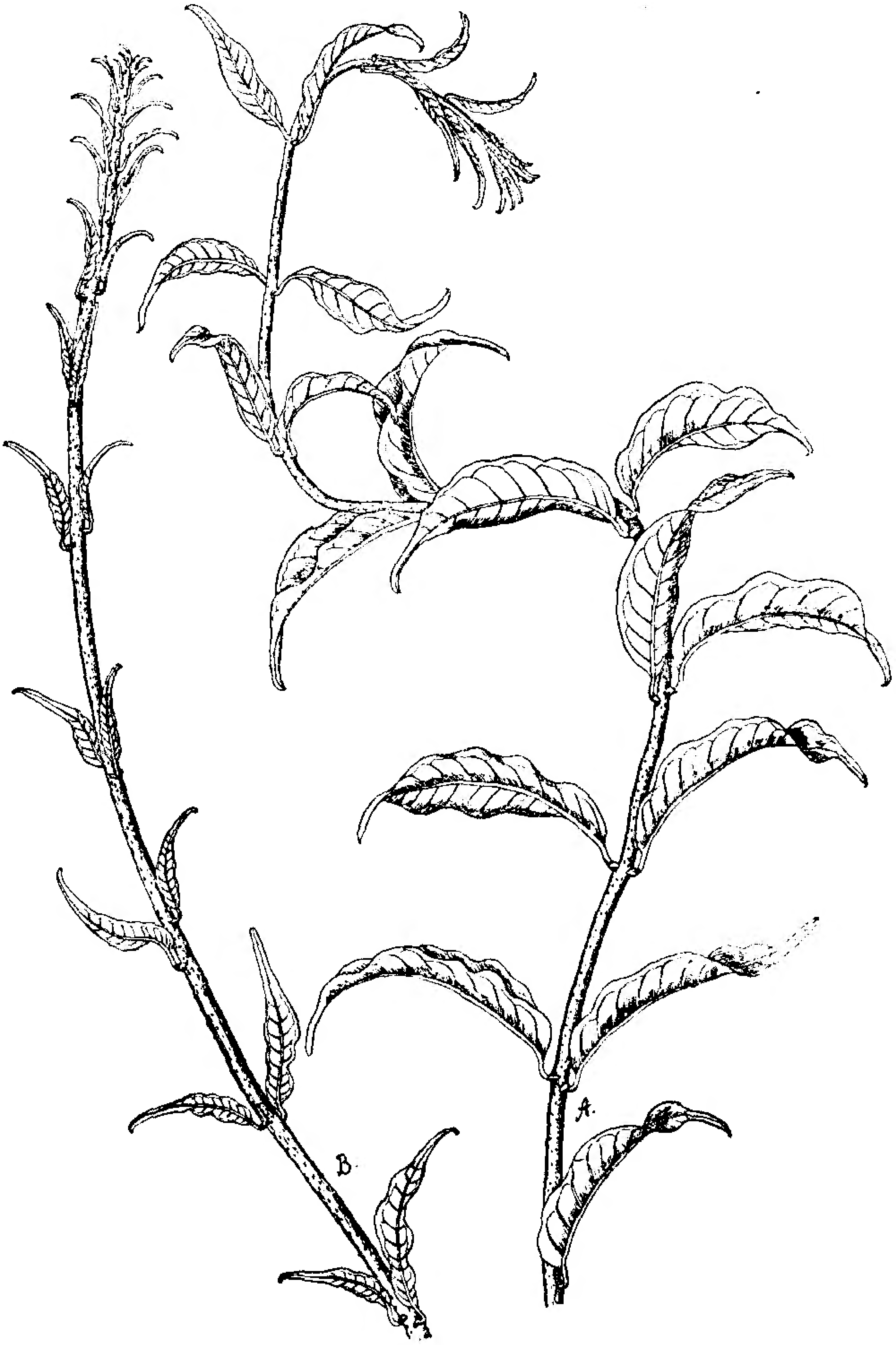


Fig. 2. Apocynea non det. Zwei windende Langtriebe, mit und ohne Stütze gewachsen.

In dieser Tabelle sind in Millimetern angegeben die Längen der aufeinander folgenden Blätter und zugleich die Länge der nach unten folgenden Internodien. Die Messungen fangen mit dem Blatt, welches etwa 15 mm unterhalb der Vegetationsspitze steht, an.

A. Blattlänge: 17, 30, 52, 74, 114, 160, 175.
Internodium: 35, 105, 220, 240, 190, 200.
B. Blattlänge: 14, 21, 43, 80, 92, 98, 140.
Internodium: 25, 114, 175, 140, 151, 148.
C. Blattlänge: 10, 21, 32, 54, 105, 160.
Internodium: 21, 120, 190, 205, 192.
D. Blattlänge: 8, 16, 30, 69, 135.
Internodium: 34, 163, 120, 145.
E. Blattlänge: 21, 38, 62, 94, 135.
Internodium: 60. 195, 230, 110.
F. Blattlänge: 8, 11, 15, 16, 16, 28, 34, 44, 92, 130.
Internodium: 18, 55, 125, 122, 134, 157, 185, 190, 160.
G. Blattlänge: 12, 15, 16, 16, 15, 18, 24, 36, 46, 82, 95, 140.
Internodium: 14, 80, 125, 130, 145, 180, 198, 206, 240, 235, 212.
H. Blattlänge: 6, 15, 16, 34, 46, 72, 105, 140, 188.
Internodium: 28, 110, 205, 173, 205, 208, 210, 234.

Von den gemessenen Zweigen waren A, B, C, D, E um eine Stütze gewunden, F, G, H frei heraufwachsend. Aus diesen Ziffern sehen wir, dass an den gestützten Sprossen eine Länge von 50 mm oder mehr schon das zweite oder dritte Blatt unterhalb des ersten überhaupt gemessenen erreicht; die Länge von 100 mm wurde schon an dem dritten, vierten, in einem Falle (B) erst am sechsten Blatt gemessen. An den frei wachsenden Langtrieben erreichen dagegen die Länge von 50 mm erst das fünfte, achte oder neunte Blatt, die Länge von 100 mm erst das sechste, neunte oder elfte Blatt. Die Differenz zwischen den drei letzten und fünf ersten Sprossen demonstrirt die Grösse der Hemmung, welche das Blattwachsthum der stützenlosen Sprosse erleidet.

Noch auf andere Weise zeigen die angegebenen Zahlen dieselbe Erscheinung. Ich gebe die Länge des Sprosses von der Ansatzstelle des ersten Blattes, welches die Länge von 50 mm resp. von 100 mm überschritten hat, in den folgenden zwei Zeilen.

	A.	B.	C.	D.	E.	F.	G.	H.
Blatt von 50 mm L.:	155,	329,	346,	328,	278,	735,	1333,	1001.
„ „ 100 mm L.:	615,	640,	551,	473,	618,	943,	1780,	1131.

Bei dieser Zusammenstellung der Ziffern ist die Differenz der frei wachsenden (F, G, H) und der um eine Stütze gewundenen Sprosse (A—E) noch deutlicher. Aehnliche Beispiele sind in dem Lianenquartier des Buitenzorger Gartens bei den verschiedensten Pflanzen zu finden, als Beweis des Einflusses des Anhaftens an eine Stütze auf die Schnelligkeit des Blattwachsthums.

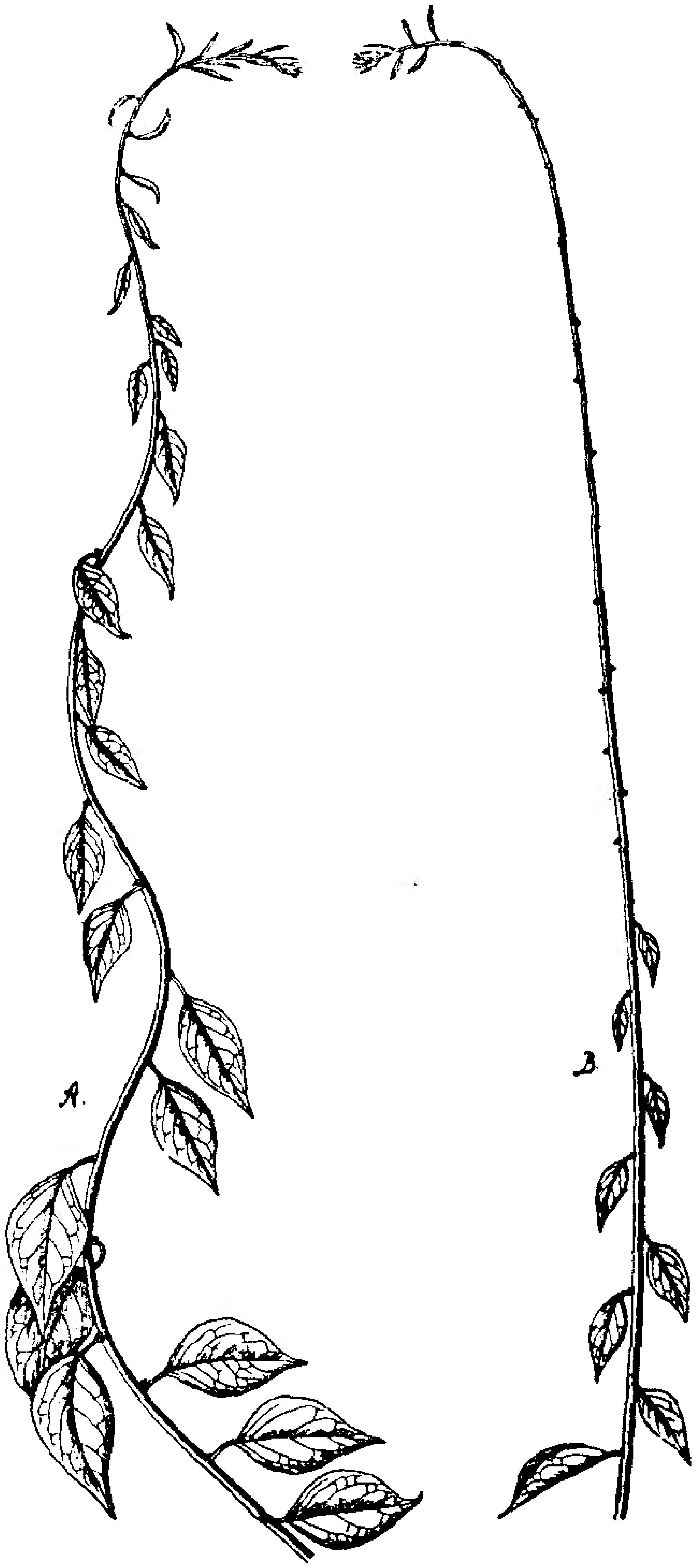


Fig. 3. Celastrus alpestris. Zwei Langtriebe, *mit* und *ohne* eine Stütze gewachsen. (1/4.)

Eben so zahlreich sind die Arten der Lianen, bei welchen die Lebensdauer der Blätter oder der Blattanlagen von dem Erreichen der Stütze abhängig ist. Bleibt ein Spross längere Zeit ohne Stütze, dann sterben die noch nicht ganz entfalteten Blätter in der Nähe der Spitze ab und werden abgeworfen, einen ganz kahlen Stengel zurücklassend, der nur an der Spitze die Blattanlagen trägt, welche mit dem weiteren Wachsthum des Sprosses in acropetaler Reihenfolge absterben, ohne auswachsen zu können. Sehr viele Arten der Malpighiaceen, Celastrus alpestris Bl. (Fig. 3), Cocculus sp. plur., Pericampylos, viele Apocynaceen, Combretum, Poivrea, Derris elliptica liefern solche weiterwachsende Langsprosse, an welchen junge Blätter regelmässig abgeworfen werden, falls keine Stütze erreicht wird. Nach noch länger andauerndem Längenwachsthum ohne eine Stütze stirbt endlich auch der Vegetationspunkt des Sprosses bei allen den erwähnten Pflanzen ab, bei anderen, z. B. Cocculus umbellatus, Tiliacora acuminata, Anamirta flavescens Miq. etc., stirbt die Vegetationsspitze zugleich mit den jüngsten Blattanlagen, ohne ein vorhergehendes Stadium des Abwerfens der apicalen Blätter.

Durch das Nichtauswachsen und das Abwerfen der Blätter an den nutirenden, stützenlosen Langtrieben wird ihr Gewicht natürlich bedeutend vermindert, die Arbeit des Nutirens erleichtert. Bei Derris elliptica Bth. wiegt ein erwachsenes Blatt etwa 4 g, doch an den 1—2 m langen Flagellen finden wir nur an der Spitze junge Blattanlagen von höchstens 0,03 g Gewicht, die sich zu einem normalen Blatt entwickeln können, wenn eine Stütze erreicht wird, sonst aber vertrocknen und abfallen. Bei Combretum sp. Salak können die Langtriebe ohne eine Stütze die Länge von 3 m erreichen, dann haben sie aber nur an der Basis einige Blätter von 2,4 g Gewicht, weiter sind sie ganz blattlos, bis endlich 2—3 dm unterhalb der Spitze entwickelungsfähige Blätter noch vorhanden sind, deren Gewicht 0,005 g beträgt. Bei Celastrus alpestris Bl., wo die Langtriebe besonders dicht beblättert sind, sehen wir an den Gipfeln frei wachsender Sprosse, 10 bis 15 klein bleibende Blätter, deren älteste 0,01 g schwer sind, tiefer, an einer Länge von etwa 0,5 m, sind alle Blätter abgefallen, während an der Basis der Schösslinge solche gut entwickelt sind und normales Gewicht der ausgewachsenen Assimilationsblätter von 0,5 g haben. In den Fällen, wo zwar keine das Winden erlaubende Stütze erreicht wird, aber der Gipfel des herabhängenden Sprosses den Boden erreicht, wachsen die Blattanlagen ebenso zu der normalen Grösse aus, wie an den windenden Trieben. Von zwei ganz gleich entwickelten Langtrieben von Ryssopteris chrysantha Horsf., die längere Zeit ohne Stütze frei wuchsen, nur ganz kleine apicale Blattanlagen besassen, alle tieferen Blätter sonst abgeworfen haben, habe ich in Kagok einen an einem starken Bindfaden befestigt, den anderen frei gelassen. Während der befestigte Spross alle Blattanlagen zu normalen Blättern entwickelte, sehr rasch weiter wuchs und in zwölf Tagen einen 80 cm starken Zuwachs zeigte, war in derselben Zeit der freigelassene Trieb an der Spitze todt und vertrocknet.

Die Hemmung der Blattentwickelung ist an derselben Pflanze je nach deren Alter und der Stärke der Triebe verschieden. Sie ist auch verschieden gross bei verschiedenen Arten und es lassen sich schwer die verschiedenen Lianen nach dieser Eigenschaft gruppiren. Nach den Beobachtungen im Buitenzorger Garten zu urtheilen, ist dieselbe am schwächsten oder gar nicht bei den Wurzelkletterern, den Lianen und den Spreizklimmern vorhanden, stärker bei verschiedenen Typen der reizbaren Kletterpflanzen, am stärksten bei den Windepflanzen entwickelt. Wenn solche Beobachtung im allgemeinen auch zutreffend erscheint, so finden wir doch bei den Wurzelkletterern, wenn dieselben keine Stütze für ihre Haftwurzeln finden, eben die anschaulichsten Beispiele für die Differenzen in der Grösse der ausgewachsenen

Blätter an den befestigten und an den frei herabhängenden Aesten. So z. B. bei verschiedenen wurzelkletternden Aroideen. Pothos aurea Hort., eine grossblättrige Aroideae mit panachirten Blättern, wurde schon durch Went geschildert. Sie klettert mit ihren Haftwurzeln bis an die höchsten Aeste der Canarienbäume. Findet ein kräftig wachsender Spross keine Stütze weiter, dann wächst er nur kurze Zeit bogenförmig, um bald unter dem Einflusse der eigenen Schwere vertical nach unten zu wachsen und nach dem Erreichen des Bodens sich zu bewurzeln. Die Biegungsfestigkeit dieser nach unten wachsenden Sprosse ist enorm klein, sie vermögen unter dem Einflusse der negativ geotropischen Spitze sich nicht aufzurichten, sondern nur mit der Spitze wenig bogig sich zu krümmen, welche Krümmung bei dem weiteren Wachsthum ausgeglichen wird. Zwischen den aufrecht nach oben kletternden und den frei herabhängenden Sprossen ist in der Blattgrösse und der Internodienlänge eine bedeutende Differenz. An den Klettersprossen sind die Blätter gross, häufig fiederlappig. Ich habe dabei folgendes gemessen: Blattstiele 42, 54, 62 cm lang, Lamina 48, 52, 63 cm lang, 35, 42, 47 cm breit, Gewicht der Blätter 135, 210, 257 g. Die Blätter stehen an den dicken Trieben dicht nebeneinander, z. B. an einem Klettertrieb in den Entfernungen 11,5 11, 10,5 cm, an einem anderen 14, 15, 12 cm von einander entfernt. An den frei herabhängenden Trieben sind die Blätter bedeutend kleiner, weiter von einander entfernt. Gemessen wurde die Länge des Blattstiels 4,5, 4,5, 5, 5, 4; die Länge der Lamina 7,5, 7.5, 8,5, 7, 8; die Breite derselben 6,5, 8, 7,5, 6,5, 8 cm, das Gewicht desselben Blattes 1,7, 2,2, 2,6, 1,8, 2,4 g. Es wiegt also ein Blatt des kletternden Exemplars so viel, als hundert ganz entwickelte Blätter der Hängetriebe. In der Länge der Internodien ist die Differenz nicht so gross. Eine Reihe aufeinanderfolgender Internodien hat die Länge 20, 20, 19, 18, 20, 19, 21, 19, 18, 18 etc., an einem anderen Exemplar sogar eine Länge von 29, 27½, 28½ cm.

Betrachten wir die langsam wachsenden Blätter der Langtriebe der Lianen in ihren frühen Stadien, wo das Blattprimordium in ein Oberblatt und Blattgrund schon differenzirt, die Lamina des Blattes aber noch winzig klein ist, obwohl das Blatt tief unterhalb der Vegetationsspitze infolge des schnellen Wachstums der jüngeren Internodien steht, dann bemerken wir an sehr vielen Arten — die Ausnahmen finden eine Erwähnung unten —, dass die Hemmung des Wachsthums nicht das ganze Blatt betrifft. Während die eigentliche Lamina erst viel später in die Breite und Länge wachsen wird, zur

Zeit aber noch in einem fast meristematischen Stadium verbleibt, ohne Differenzirung in verschiedenen Gewebearten, ohne secundäre und kleinere Nerven, ohne Spaltöffnungen und Intercellularräume, finden wir doch an denselben kleinen und jungen Blättern schon in unmittelbarer Nähe der Vegetationsspitze ganz ausgebildete und functionirende Blatttheile mit vollendeter Gewebedifferenzirung assimilirend, athmend und Secrete aufsammelnd. Es sind entweder die Nebenblätter oder die Ranken, oder, und zwar am häufigsten, die Spitzen des Blattes, die der Lamina in der Entwickelung vorauseilen. Diese charakteristische Spitze des Blattes, die als besonderes Organ frühzeitig ausgebildet wird, deren Function in die Zeit des langsamen Blattentfaltens fällt, die nach dem Blattentfalten manchmal verschrumpft und vertrocknet, und die eine bei den Lianen ungemein verbreitete morphologische Erscheinung ist, werde ich im Folgenden die „Vorläuferspitze“ nennen.

Die Vorläuferspitze der Lianenblätter ist manchmal der „Träufelspitze“ Stahl's[1]) ähnlich gebaut, doch sind die beiden durch ihre Function und Entwickelungsgeschichte, vielfach auch durch die Richtung ganz verschieden. Die Träufelspitze ist ein äusserst verbreitetes Organ bei den Bäumen und Sträuchern der regenreichen Gegenden Javas. In den Schluchten der unteren Waldregion der javanischen Vulkane ist es manchmal schwierig, eine Pflanze zu finden, die keine deutliche Träufelspitze, als wasserableitendes Organ der Blätter, trägt. Die Träufelspitze functionirt als solche erst, nachdem die Lamina ausgewachsen und nach unten gerichtet ist. In ihrer Entwickelungsgeschichte (untersucht wurde Ficus religiosa, Dryobalanops Camphora, Elatostemma sp., Caryota sp.) schreitet sie zugleich mit der Entfaltung der Lamina. Bei keiner der Pflanzen, die Stahl als mit einer Träufelspitze versehen erwähnt hat, habe ich eine Vorläuferspitze gesehen.

Ohne die Kenntnis der Entwickelungsgeschichte kann jedoch die Unterscheidung beider Organe Schwierigkeiten bereiten. Es kommt bei einigen Pflanzen vor, dass die Vorläuferspitze nach der Blattentfaltung als ein wasserableitendes Organ functionirt, ebenso wie sie bei anderen wieder andere Functionen, z. B. die der extranuptialen Nectarien, ausüben kann. Manche von den Pflanzen, welche J.R.Jungner (Botanisches Centralblatt XLVII p. 358) als eine wasserableitende Blattspitze besitzend citirt, besitzen ohne Zweifel eine Vorläuferspitze, sogar alle Dioscoreaceen, die ich untersuchen konnte, also jene

---

1) E. Stahl, Regenfall und Blattgestalt. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. XI.

Pflanzen, welche aus Anlass der wasserableitenden Function der Blattspitze zuerst erwähnt wurden (Jungner 1888, citirt nach Bot. Centralblatt l. c. p. 354).

Die Vorläuferspitze stellt eine bald zugespitzte oder abgerundete, sogar abgestutzte und ausgerandete Spitze der Blätter von verschiedener Grösse dar, die sogar 3 cm Länge erreichen kann und in typischen Fällen durch eine seichte Einschnürung von der Anlage der Blattlamina getrennt ist. In der Regel ist sie durch ihre Farbe von der unentwickelten Lamina verschieden, sowie auch durch den Mangel oder durch die Spärlichkeit der Behaarung zur Zeit, wo die junge Lamina noch ganz in die schützende Haardecke eingewickelt ist.

In ihrem Bau und ihren Functionen entspricht sie ganz dem gewöhnlichen Blatte, ihre Gewebe sind schon an den der Vegetationsspitze nächsten Blättern normal entwickelt und unabhängig von jenen oben besprochenen Einflüssen, welche die Entwickelung der Lamina hemmen oder sogar verhindern können. Sie vermittelt den Gasaustausch der Pflanze in den Stadien, wo die embryonalen Blätter es noch nicht zu thun vermögen, besitzt Chlorophyll, sehr viele Spaltöffnungen, sehr stark entwickeltes Netz der Gefässbündel mit gewöhnlich sehr kräftigen Endigungen derselben. Die meisten zeichnen sich durch ihren Reichthum an abgelagerten Excretstoffen, Kalkoxalatkrystallen, Gerbstoff- und Schleimzellen aus.

Von der Malpighiacee Ryssopteris chrysantha Hassk. wurden junge Blattanlagen mit entwickelter Vorläuferspitze nach der Engelmann'schen Bacterienmethode auf Ausscheidung des Sauerstoffs an Licht untersucht. Die Bacterien sammeln sich in sehr grosser Menge an verschiedenen Stellen der Vorläuferspitze; keine längs der behaarten jungen Blattlamina. Dasselbe Resultat gab die Acanthacee Thunbergia grandiflora.

Bei Beaumontia grandiflora, einer Apocynee mit gegenständigen Blättern, wurde an vielen Wirteln eine Vorläuferspitze abgeschnitten, die gegenüberstehende freigelassen. An den meisten, jedoch nicht an allen Exemplaren, war eine Retardirung des Wachsthums des Blattes mit beraubter Spitze zu bemerken. Da jedoch bei solchen Versuchen die Verwundung allein von einem schädlichen Einfluss sein könnte, wurden die Experimente mit dieser Pflanze nicht fortgesetzt. Interessante Resultate gaben jedoch dieselben Versuche bei der Asclepiadacee Nr. 140 (Hort. Bog.), die gut differenzirte Vorläuferspitzen besitzt. Zu den Versuchen waren benutzt frei in der Luft wachsende stützenlose Triebe, an welchen die Entwickelung der

Lamina langsam vor sich geht. Die Vorläuferspitze ist bei dieser Art deutlich durch eine verschmälerte Zone von einer rudimentären Laminaanlage getrennt, die letztere dabei durch ihre graue Farbe und starke Behaarung stark von der Vorläuferspitze verschieden. Wird die Vorläuferspitze dicht an der Grenze der Lamina abgeschnitten, dann regenerirt sich dieselbe im Verlaufe von 4—5 Tagen aufs Neue. Aus den meristematischen Zellen der Laminaspitze entwickelt sich ein Theil vollständig und bildet eine neue, bis 4 mm breite, bis 5 mm lange, grüne, natürlich (durch die Schnittfläche) abgestutzte Vorläuferspitze, welche wieder durch eine leichte Einschnürung von der unentwickelten Lamina getrennt ist. Die Abbildung Fig. 4 zeigt ein Blattwirtel der Versuchspflanze 8 Tage nach dem Abschneiden der Vorläuferspitze. In diesem Falle liegt vor uns ein echter Fall der Regeneration, wie solcher sonst selten im Pflanzenleben vorkommt.

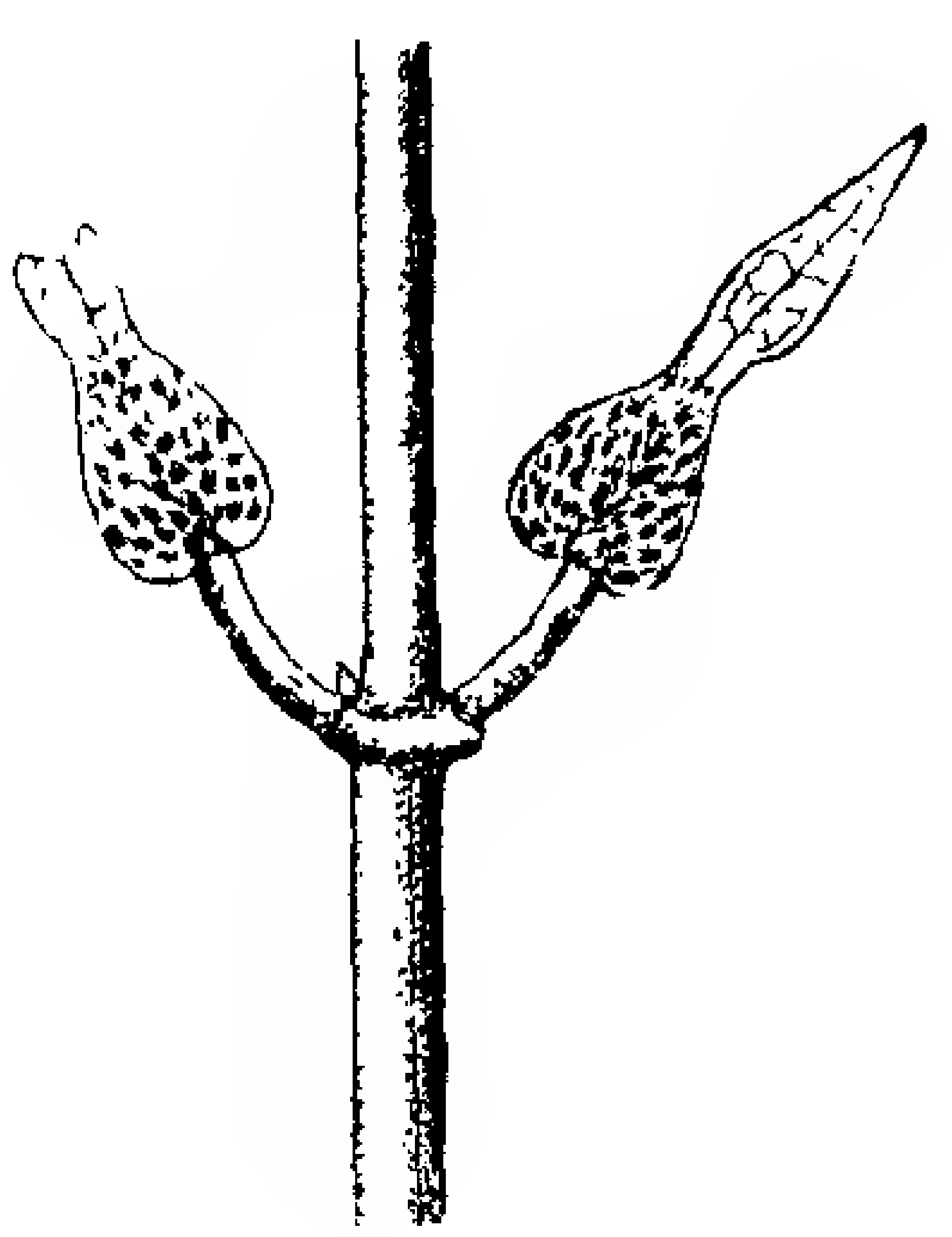


Fig. 4. Asclepiadea non determ. Die Regeneration der Vorläuferspitze.

Die ausgewachsenen Blätter dieser Asclepiadee sind langgestielt, breit, eiförmig, mit herzförmiger Basis und kurzer Spitze. Der starke Hauptnerv sendet nach beiden Seiten fiederig mächtige Seitennerven. Zwischen den secundären sind die tertiären in transversalen Bogen ausgebildet; in den so entstandenen Maschen finden wir noch die feineren Nerven höherer Ordnungen. Die Enden der grossen Seitennerven biegen bogenförmig nach oben, und so entstehen starke Randnerven, welche die Festigkeit des Blattrandes erhöhen.

Das Blatt entwickelt sich zunächst als ein spitzer conischer Höcker mit breiter Basis. Bei der weiteren Entwickelung wächst das Blatt zunächst in die Länge, wobei der centrale Hauptnerv gebildet wird. Fast $^5/_6$ der Länge einer 2—3 mm langen Anlage werden zur Bildung der Vorläuferspitze verbraucht, der kleine basale Theil wird später Lamina und Blattstiel liefern. In der Vorläuferspitze bilden sich gleich senkrecht zum Hauptnerv gerichtete Seitennerven; diese anastomosiren mit einander durch randständige Bogen und bilden so Areolen, in welchen schnell die feinsten Gefässbündelverzweigungen angelegt werden, mit zahlreichen blind endigenden Aesten.

Die Vorläuferspitze ist schon ganz ausgebildet und in der kleinen Laminaranlage sehen wir noch keine secundären Gefässbündel. Erst

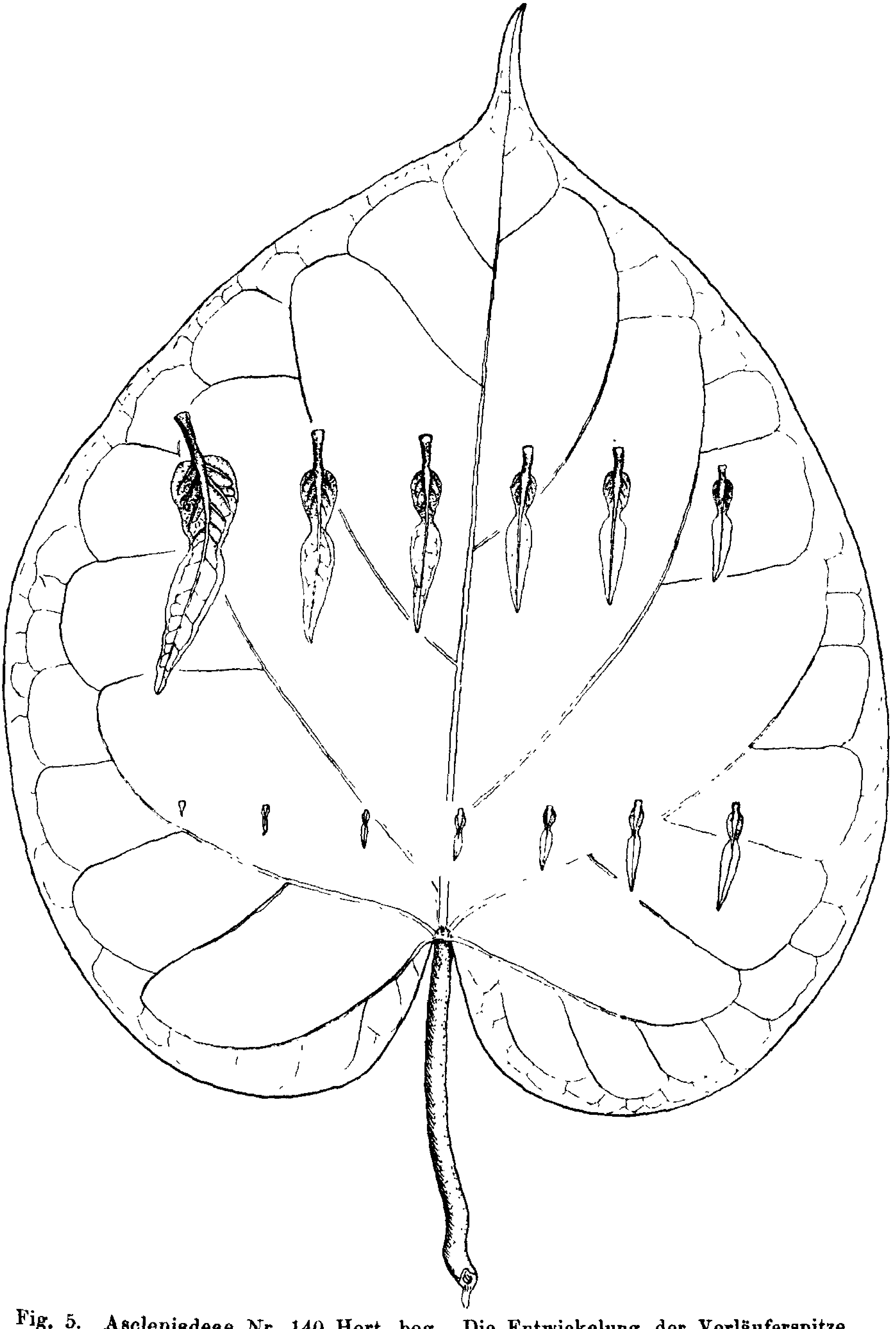


Fig. 5. Asclepiadeae Nr. 140 Hort. bog. Die Entwickelung der Vorläuferspitze.

später erscheinen diese als parallele, nach oben gerichtete Aeste, die bei der weiteren Blattentwickelung immer reicher sich entwickeln. Die Abbildung Fig. 5 zeigt ein fertiges Blatt dieser Art und die aufeinander folgenden Stadien der Blattentwickelung.

Der verlangsamte Gang der Entwickelung der Blattlamina der Langtriebe der Lianen und die beschleunigte Entwickelung der Vorläuferspitze derselben lässt sich am deutlichsten an den Messungen der aufeinanderfolgenden Blätter erkennen. Ich gebe hier einige Beispiele aus verschiedenen Lianenfamilien.

Ichnocarpus bantamensis Miq. (Apocyneae) bildet bis 2 m lange Triebe, die nur an der Basis ganz ausgewachsene Blätter besitzen, immer kleinere gegen die Spitze, in gekreuzten, zweigliedrigen Wirteln. Während ein ausgewachsenes Blatt 0,82 g schwer ist, wiegt ein 85 cm unterhalb der Spitze stehendes Blatt nur 0,0034 g, woran die grün-rothe Vorläuferspitze 0,002 g schwer ist. In Folgendem gebe ich in der Zeile J die Länge der auf einander folgenden Internodien, in der Zeile S die Länge des Blattstiels, in der dritten Zeile L die Länge der Lamina, in der vierten B die Breite desselben, in der sechsten VL die Länge, in der siebenten VB die Breite der Vorläuferspitze, alles in Millimetern an:

J		6,	14,	35,	95,	110,	120,	115,	135,	130,	135,	135,	155,	165,	170.
S												0,5,	1,5,	2,	5.
L	1,	1,	1,	1,2,	2,5,	2,5,	2,5,	2,5,	2,3,	3,2,	4,	5,	5,	10,	46.
B	0,5,	0,6,	0,6,	0,6,	0,8,	0,8,	0,8,	1,	1,	1,5,	1,8,	2,5,	2,5,	4,	26.
VL		1,5,	2,	2,1,	3,5,	4,	4,5,	5,	5,	6,	6,	7,	7,	7,	7.
VB		0,7	0,8,	1,	1,	1,5,	2,	2,	2,	2,5,	2,5,	3,3,	3,3,	3,5,	3,5.

Ryssopteris chrysantha Hassk. (Malpighiaceae). Ein ausgewachsenes Blatt ist 2,15 g schwer, während die jungen Blattanlagen (BA) mit ihren Vorläuferspitzen (V) in basifugaler Richtung folgende Wägungen gaben:

BA.	0,0012,	0,0036,	0,0074,	0,016,	0,038,	0,11,	0,37
V.	0,0005,	0,0014,	0,0014,	0,0018,	0,002,	0,0028,	0,0032

In den folgenden Blättern ist die Differenz zwischen der Blattlamina und der Vorläuferspitze verwischt. Die Differenzen in dem Längenwachsthum der Blätter zeigen folgende Zahlen:

J		2,	10,	45,	140,	170,	170,	200,	220,	250
S		0,5,	2,	3,	10,	15,	30,	46,	60,	76
L	3,	4,	6,	7,	17,	32,	90,	120,	150,	170
VL	2,	3,	4,	4,	6,	8,	8,	6,	8,	7

wobei die den Zeilen voranstehenden Buchstaben J, S, L, VL dieselbe Bedeutung haben wie oben, also die Länge der Internodien, Blattstiele, Blattlamina und der Vorläuferspitze angeben.

Phytocrene macrophylla Bl. (Olacineae) bildet bis 5 m lange frei nutirende Langtriebe mit jungen Blättern, welche dicht neben einander stehen. Ich gebe die Messungen einiger Blätter, deren Entfernung von der Vegetationsspitze des Langtriebes in der ersten Zeile angegeben ist, während die drei folgenden (S, L, VL), die Länge der entsprechenden Blattstiele, Lamina und Vorläuferspitze angeben:

	1, 4, 10, 15, 30, 50, 80, 100, 120, 150, 200, 250, 350, 500, 550
S	2, 3, 5, 5, 7, 8, 13, 20, 32, 50, 80, 60, 60, 250
L	2, 3, 5, 6, 7, 7, 8, 10, 20, 25, 30, 45, 65, 110, 205, 340
B	5, 5, 6, 7, 7, 7, 7, 7, 6, 6, 6, 7, 6, 7, 6, —

An den entwickelten Blättern fehlt meistens die Vorläuferspitze, die früher schon vertrocknet und abfällt.

Dioscorea bulbifera L. (Dioscoreaceae) hat grosse, ausgewachsene Blätter vom Gewicht 1—4 g und sehr lange Schösslinge, an welchen die Blätter nur langsam im Falle des Erreichens einer Stütze sich entwickeln. Die Vorläuferspitzen sind dagegen schon an den apicalen Blättern ganz entwickelt. Die Wägungen mehrerer nacheinander folgenden Blätter in basipetaler Richtung ergaben folgende Zahlen für das Gewicht der Lamina (L) und der Vorläuferspitze (V) in Gramm angeben:

L	0,0016,	0,0048,	0,0094,	0,0602,	0,13,	0,38,	0,49,	0,65
V	0,0006,	0,0014,	0,0014,	0,0012,	0,0026,	0,002,	0,002,	0,018

Alle bis jetzt besprochenen Pflanzen haben eine Vorläuferspitze an den einfachen Blättern, man findet dieselbe auch an Pflanzen mit gefiederten oder fingerig getheilten Blättern, so z. B. bei manchen Dioscoraceen, Tecoma- und Bignoniaarten. Helmia, eine Untergattung der Dioscorea, hat drei oder fünf Blättchen an den fingerig getheilten Blättern. Helmia triphylla L. bildet lange Schösslinge, an welchen ganz erwachsene Blätter erst etwa 3 m unterhalb der Spitze sich finden, höher sind nur immer kleinere zu sehen. Schon die kleinsten Blattanlagen, die die Vegetationsspitze umhüllen, haben eine wohlentwickelte Vorläuferspitze an den mittleren Blättchen des Blattes. In solchen Stadien sind die Vorläuferspitzen der beiden seitlichen Blättchen noch nicht ausgebildet. In späteren Stadien entwickeln sich auch diese, während die Laminartheile des Blattes noch klein und unentwickelt sind. (Fig. 6.)

Eines von den unmittelbar am Gipfel sitzenden Blättern mit noch unentwickeltem Stiel, aber grüner Vorläuferspitze, ergab folgende Messungen. Die Lamina 1 mm lang, die Vorläuferspitze des mittleren Blättchens 5 mm, die der seitlichen Blättchen 2 mm lang. An dem fünften Blatt tiefer, 8 mm unterhalb der Vegetationsspitze, ist der Blattstiel noch unentwickelt. Lamina 2, Vorläuferspitze 10 mm lang; am fünften Blatt tiefer, 14 cm unterhalb der Vegetationspitze, ist der Blattstiel 3, Lamina 2, Vorläuferspitze 16 mm lang; am vierten Blatt tiefer, 55 cm unterhalb der Sprossspitze ist der Blattstiel 13, Lamina 7, Vorläuferspitze 20 mm lang; am dritten Blatt tiefer, 1 m unterhalb der Spitze ist der Blattstiel 35, Lamina 15, Vorläuferspitze 25 mm lang; am dritten folgenden Blatt, 1,5 m unterhalb der Spitze, ist der Blattstiel 42, Lamina 28, Vorläuferspitze 27 mm lang; am achten Blatt tiefer, 2,8 m unterhalb der Spitze ist der Blattstiel 80, Lamina 140, Vorläuferspitze 26 mm lang, an den folgenden sind die Vorläuferspitzen schon vertrocknet, während die Lamina erst recht ausgebildet wird.

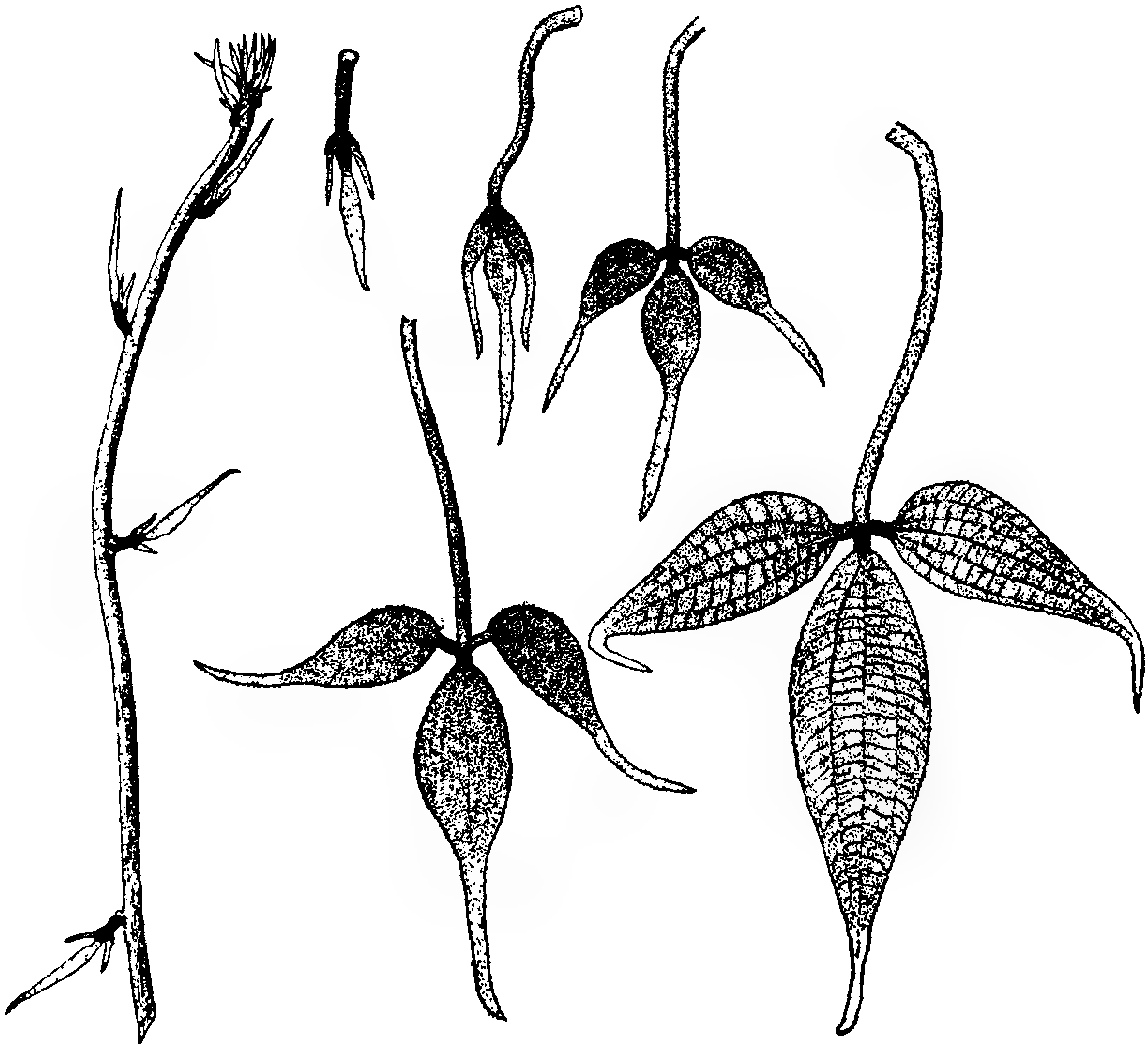


Fig. 6. Helmia triphylla. Die Entwickelung der Blätter mit langen Vorläuferspitzen (1/3).

Die Vorläuferspitze dieser Helmia ist schmal lanzettlich, beiderseits verschmälert, mit bis 2 mm breiter Basis an der Spitze der Lamina sitzend, in der Mitte bis 4 mm breit, 20—30 mm lang. Die der seitlichen Blättchen sind schmäler und kürzer. Die Entwickelung des Blattes ist aus den angegebenen Zahlen und der beigefügten Abbildung ersichtlich, die Vorläuferspitzen sind durch ihre grüne Farbe von den dunkelbraunen, in Haare eingewickelten jungen Laminaanlagen leicht zu unterscheiden.

Die Vorläuferspitzen habe ich im Buitenzorger Garten an Lianen mehrerer Familien sehen können und zwar an Dioscoreaceen, Liliaceen (Smilax), Magnoliaceen (Kadsura), Menispermaceen (Cocculus etc.), Capparideen (Capparis), Olacaceen (Jodes, Phytocrene), Zanthoxyleen, Sapindaceen (Paulinia), Vitaceen (Vitis), Malpighiaceen, Euphorbiaceen (Cnesmone), Combretaceen (Combretum, Poivrea), Oleaceen (Jasminum), Apocyneen, Asclepiadeen, Convolvulaceen, Bignoniaceen, Acanthaceen (Thunbergia), Verbenaceen (Sphenodesma, Clerodendron), Rubiaceen (Paederia); im Freien begegnen wir denselben bei jedem Ausfluge, besonders reichlich in der trockenen Ebene und dem Hügellande Javas. Nicht immer sind sie so gross, wie an den oben beschriebenen Beispielen; bei einigen Hoyaarten sah ich dieselben erst bei mikroskopischer Betrachtung der Längsschnitte; nicht immer sind sie auch durch eine Einschnürung von der Blattlamina getrennt, am häufigsten gehen sie allmählich in Blattlamina über. Bei vielen Arten sind dieselben scharf begrenzt, bei anderen werden bei dem langsamen basipetalen Wachsthum der Lamina immer neue Theile an dieselben angegliedert, und endlich lässt sich keine Grenze zwischen beiden Organen sehen. Solche Fälle (Paederia, Celastrus, Tecoma) zeigen zugleich, wie leicht aus einem normalen, basipetal sich entwickelnden Blatt durch eine andauernde Unterbrechung der Entwickelung eine Vorläuferspitze zu Stande kommen kann.

In einigen Fällen dient die Vorläuferspitze noch speciellen Zwecken. Bei den meisten Smilaxarten, welche die Blattranken besitzen, besitzt die Vorläuferspitze an der Unterseite ein oder zwei intensiv roth gefärbte, extranuptiale Nectarien, welche Dr. Burck (Annales du Jardin botanique de Buitenzorg) beschrieben hat. Aehnliche Nectarien bildet die Vorläuferspitze bei Capparis tylophylla und Zanthoxylum glandulosum T. B., die bei den Smilax- und Capparisarten sehr wirksame Anlockungsmittel der Ameisen darstellen. Bei den Dioscoreaarten befinden sich an den Vorläuferspitzen immer die sonderbaren, eingesenkten und gelappten Drüsen (?), die durch Correns ausführlich beschrieben sind, deren Function mir jedoch ganz unbekannt ist.

Alle bis jetzt besprochenen Pflanzen mit einer Vorläuferspitze sind Lianen und zwar die meisten davon Windepflanzen. Bei den wenigen Rankenkletterern, die dabei aufgezählt waren (Vitis, Paullinia) ist die Vorläuferspitze schwach entwickelt, oder hat auch andere Functionen, wie bei Smilax. Ich werde unten zu zeigen versuchen, dass

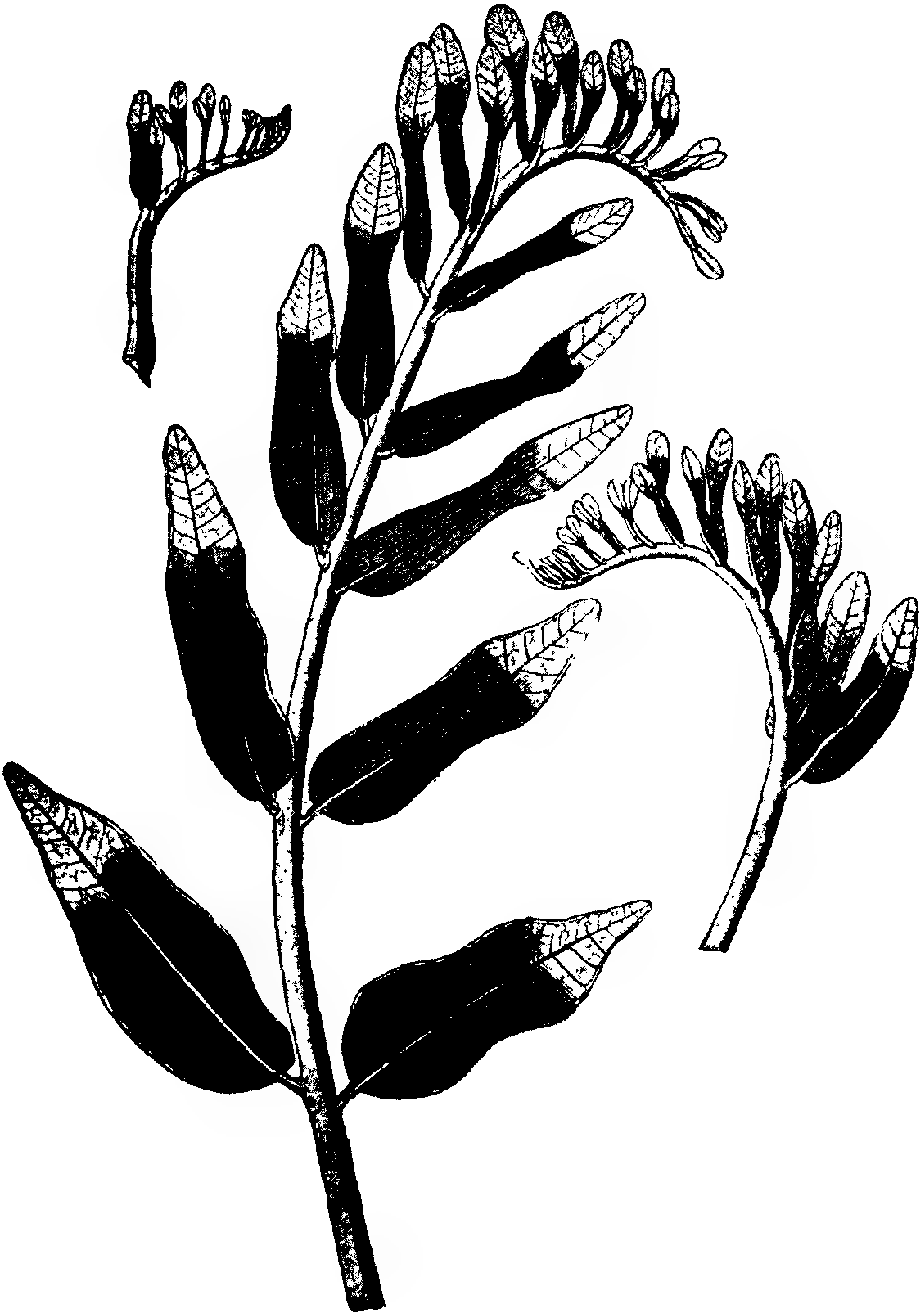


Fig. 7. Dysoxylon ramiflorum. Die Entwickelung der Blätter.

auch die Kletterlianen analogfunctionirende Organe wie die Vorläuferspitze besitzen; hier möchte ich noch diejenigen Fälle von den nichtlianenartigen Pflanzen aufzählen, wo eine Vorläuferspitze vorhanden ist. Obwohl die Vorläuferspitze bei den Windepflanzen ihre grösste Entwickelung erreicht hat, finden wir doch dieselbe auch bei verschiedenen Bäumen, vielleicht sogar bei Wasserpflanzen.

In der Familie der Meliaceen finden wir viele Bäume mit sehr langen, unpaarig gefiederten Blättern. Manche derselben, wie die amerikanischen Guarea oder javanischen Chisochetonarten, besitzen Blätter, die nur sehr langsam, basifugal sich entwickeln. Die Spitze des Blattes verbleibt lange Zeit in einem Jugendstadium, producirt von Zeit zu Zeit einige Blattfiedern nach unten, diese erwachsen. functioniren, fallen endlich ab, während die Spitze des Blattes noch neue Blättchen producirt. Wir haben hier sonach dieselben Verhältnisse, wie solche bei vielen Farnen, besonders schön bei Lygodium, Gleichenia und manchen Hymenophyllaceen vorhanden sind

Andere Meliaceen, z. B. alle untersuchten Dysoxylumarten, besitzen auch unpaarig gefiederte, sehr lange Blätter, an welchen die Blättchen basifugal sich entwickeln, wo jedoch schon an den sehr jungen Blättchenanlagen eine functionierende, grüne Spitze entwickelt ist. Ich gebe hier einige Abbildungen der jungen Blätter des Dysoxylum ramiflorum (Fig. 7), eines Baumes mit bis 80 cm langen Blättern. Diese werden an der Vegetationsspitze spiralig als dicke conische und spitze Höcker angelegt. Erst wenn dieselben eine Länge von fast einem Millimeter erreichen, treten neben beiden Flanken derselben, an der Innenseite, die kleinen Höcker auf, die Primordien der Blättchen in basifugaler Richtung, und wachsen langsam in acropetaler Richtung. Die einzelnen Blättchen sind in erwachsenem Zustand eiförmig und ohne ausgezogene Spitze. An ihren Anlagen entwickelt sich zunächst die Spitze und zwar als eine, denjenigen der Windepflanzen ganz ähnliche Vorläuferspitze, welche grün ist, gegen die Spitze abgerundet und gegen die Basis verschmälert. Während die Vorläuferspitze schon functionirt, ist der tiefer liegende Theil der Blattfläche noch unentwickelt, ganz klein, ihre beiden Hälften sind nach oben gekehrt, bedecken sich mit den Oberflächen, sind ganz roth gefärbt. Erst langsam entwickeln sich dieselben in basipetaler Richtung weiter, und dann fliesst die Vorläuferspitze und Lamina fast ganz zusammen. Doch an erwachsenen Blättern ist die erste erkennbar an den sonderbaren „durchsichtigen Punkten“, die in der Nähe des Randes zu 2—4 jederseits stehen. Es sind das runde Gebilde, von 1—2 Reihen tangential gestreckter Zellen begrenzt, die an der Blattunterseite stehen, von kleinen isodiametrischen Zellen bedeckt sind, die keine Haare und Spaltöffnungen haben, mit dünner Cuticula und unter der Epidermis 2—3 Schichten kleiner, dünnwandiger, fast isodiametrischer Zellen besitzen. Eine Wasserausscheidung konnte ich nicht constatiren, ebensowenig Zuckerausscheidung mit der Fehling'schen Lösung. An ihrer Grenze befinden sich besonders viele Kalkoxalatzellen.

Aehnliche Vorläuferspitzen bildet auch die Sapindaceengattung Pometia; sonst konnte ich bei den so verschiedenen Bäumen, die ich untersucht habe, keine grossen und grünen Vorläuferspitzen an den Enden der Blättchen oder ungetheilten Blätter finden.

Dagegen sind dieselben an den Enden der paarig gefiederten Blätter fast immer vorhanden. Da wo dieselben an solchen Blättern fehlen, sind sie als eine Ranke (viele Papilionaceen), sogar als Belt-sche Körperchen (Acacia sphaerocephala) entwickelt, oder — schon im Momente der Untersuchung abgefallen. Ich habe dieselben an allen untersuchten Pflanzen gefunden und es ist mir noch kein paarig gefiedertes Blatt ohne dieselben vorgekommen. Aehnliche Resultate haben früher Krüger, Baillon und Goebel bekommen. Es sind gewöhnlich kleine Blättchen, manchmal fast schuppenartig, die, bevor das gefiederte Blatt entwickelt und functionsfähig ist, ausgewachsen sind und grün, um in dem Momente des Auswachsens des Blattes schon abzufallen.

Eine Gruppe der tropischen Caesalpiniaceen bildet ganze Zweige mit mehreren Blättern, bis zu einem weiten Stadium der Entwickelung in der schützenden Decke verholzter Niederblätter. Es sind das die Gattungen Cynometra, Saraca, Brownea u. s. w., deren Hängezweige durch ihren Farbenwechsel eine Zierde der sie producirenden Bäume sind. Ihre Blätter sind stets paarig gefiedert und so lange sie in der Knospe bleiben, laufen sie an der Spitze in einen mehr oder weniger langen, cylindrischen Fortsatz aus, welcher bei Cynometra eine Länge von 6 cm erreicht. Ein junges Blatt der Cynometra, aus der Knospe herausgenommen und ausgebreiten, zeigt die Fig. 8.

Untersuchen wir solche junge und ganz weisse Blätter mikroskopisch, so bemerken wir, dass die Blättchen anatomisch noch nicht ausgebildet sind. Dagegen in den grossen Nebenblättern und in der langen Blattspitze sind alle Gewebearten ausgebildet, Spaltöffnungen offen, Zellen von definitiver Grösse. An der schmalen und langen Blattspitze stehen zerstreut kurze Haare, an der Dorsalseite derselben ist eine seichte Rinne beiderseits von grossen, vielzelligen Drüsen begrenzt. Nachdem die Blätter ausgewachsen sind, sterben sehr bald ebenso die Nebenblätter, wie die langen Blattspitzen ab.

Die Riesenblätter der Musaarten sind in der Jugend convolutiv und fest von den älteren umgeben. Bei dem Oeffnen einer Sprossspitze und nach dem Befreien der jungen Blätter bemerken wir an der Spitze jedes Blattes einen cylindrischen, 3—10 cm langen weissen Fortsatz von 1—2 mm Durchmesser. Kommt die Blattspitze bei dem Wachsthum nach aussen, dann bemerken wir zuerst diese lange Vorläuferspitze, die sich gewöhnlich jetzt spiralig krümmt und bald abstirbt. Es ist das die von H. v. Mohl sogenannte „Ranke“ der Musaarten. Aehnliche Gebilde besitzen die verwandten Ravenala- und Heliconiaarten, viel kleinere, manche grossblättrige Aroideen, wie Anthurium und Colocasiaarten. Zum Ranken sind diese Gebilde ganz unfähig, es fehlt ihnen an der Reizbarkeit und an mechanischen Elementen im Innern; ihre Function ist ebenso wie diejenige der ganz ähnlichen und ebenso weissen Blattspitzen an den Hängezweigen der Caesalpiniaceen mit der vollendeten Blattentwickelung abgeschlossen, dagegen an den noch ganz jungen, unentwickelten Blättern

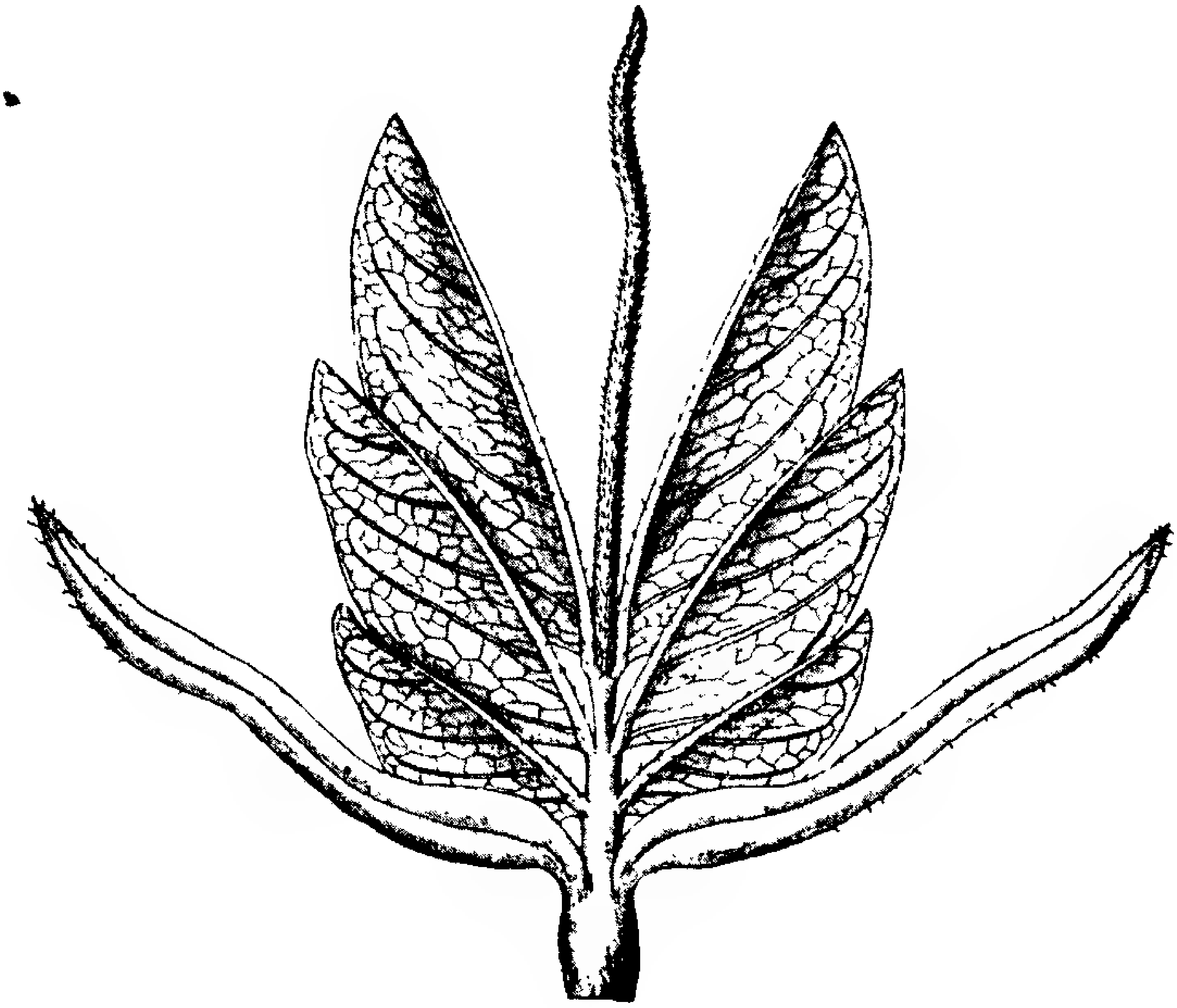


Fig. 8. Ein aus der Knospe herausgenommenes und ausgebreitetes Blatt der Cynometra sp. mit langer Vorläuferspitze.

von Musa ohne offene Spaltöffnungen und Intercellularräume bis zur definitiven Grösse entwickelt, ihre Spaltöffnungen sind offen, die Lufträume in dem Gewebe besonders gross, die Anzahl der Secretzellen in der Epidermis bedeutend, die Epidermiszellen convex gewölbt, die Spaltöffnungen zahlreich und offen, das Wassergewebe besonders stark entwickelt in der Gestalt der grosslumigen, dünnwandigen, aber verholzten Tracheiden, deren Wände zahlreiche, doch niedrige spiralige Wandleisten besitzen. Dieses verholzte und doch dünnwandige Wassergewebe nimmt etwa $^1/_3$ der Querschnittsfläche der Blattspitze ein, während die Siebgruppen hier nur sehr klein sind.

Ich konnte ebensowenig bei Musa, wie bei Cynometra die Function der Blattspitzen sicher erkennen; aus dem anatomischen Bau könnte man vermuthen, dass dieselbe im Gasaustausch des jungen Blattes und vielleicht im Entfernen des überflüssigen Wassers besteht, was natürlich nur experimentell erforscht werden kann.

Anhangsweise möchte ich noch auf das Verhalten einiger Wasserpflanzen hinweisen, deren Blattspitze nur in den jungen Stadien vorhanden ist, dann abgeworfen wird. C. Sauvageau [1]) hat solches Abwerfen der Blattspitze bei Zostera, Phyllospadix, Halodule und Potamogeton beobachtet. Sauvageau meint, dass dadurch eine Oeffnung des Blattes (ouverture apicale) entsteht, durch welche Flüssigkeitsaustausch zwischen der Pflanze und der Umgebung befördert wird. Nun fehlt noch ein Beweis, dass durch das Abwerfen der Blattspitze bei jenen Wasserpflanzen eine Oeffnung entsteht, fehlt mir auch die Kenntniss der Entwickelungsgeschichte jener Blätter, um urtheilen zu können, ob dieselben ähnlich sich verhalten wie die Vorläuferspitze der Lianen. Doch bilden sich bei den Wasserpflanzen vielfach apicale Emergenzen, welche nur an jungen Blättern zu sehen sind, nachträglich abfallen, so z. B. bei Myriophyllum oder Ceratophyllum. Trecul meinte ferner vor Jahren an den Spitzen der starken Stacheln der Victoria regia auch eine „ouverture apicale“ gesehen zu haben, welche, wie ich anderswo [2]) nachgewiesen habe, thatsächlich der geschlossene Boden eines abgefallenen Secrethaares ist.

Nachdem wir im Vorhergehenden die Verbreitung der Vorläuferspitze im Pflanzenreiche geschildert haben, kehren wir wieder zu den

---

1) C. Sauvageau, Sur les feuilles de quelques monocotylédones aquatiques (Annales des sciences naturelles VII, XIII 1891, 103 sq.).

2) Raciborski, Beiträge zur Kenntniss der Cabombeen und Nymphaeaceen. Flora 79. Bd. (Ergänzungsband z. Jahrg. 1894) p. 101.

Langtrieben der Lianen und ihrer Belaubung zurück. Wenn auch die Vorläuferspitze bei denselben sehr verbreitet ist, so ist sie doch nur in manchen Familien oder sogar Gattungen der Lianen entwickelt, anderen fehlt sie. Es war nun naheliegend, festzustellen, ob an den Langtrieben der letzteren Organe entwickelt sind, die trotz der Hemmung der Blätter in ihrer Entwickelung dieselben Functionen ausüben, bevor die Zweige normale Blätter entwickeln können. Die Vermuthung konnte fast überall leicht bestätigt werden und nach dem Vorhandensein verschiedener Vorrichtungen, die denselben Zweck haben, können wir nach dem Ausserachtlassen der eine Vorläuferspitze besitzenden Lianen die übrig bleibenden in folgende Gruppen theilen.

Lianen mit frühzeitig entwickelten Nebenblättern. Hierzu gehören viele eine Vorläuferspitze entbehrende Windepflanzen, so z. B. die meisten Papilionaceen, Connaraceen, Rosaceen, Büttneriaceen und viele Kletterer, die unten eine Erwähnung finden. Ich gebe hier eine Reihe der Messungen an den Langtrieben der Liane Büttneria pilosa, deren Blätter an den Langtrieben erst in einer Entfernung von 0,5 bis 1 m unterhalb der nutirenden Spitze die normale Grösse erreichen, während an der Vegetationsspitze nur winzige Anlagen derselben vorhanden sind, die jedoch zu beiden Seiten gut ausgewachsene, functionirende, abstehende Nebenblätter besitzen.

Länge des Internodiums	Länge des Blattstieles	Länge der Blattlamina	Länge der Nebenblätter	Gewicht der Blätter	Gewicht der beiden Nebenblätter
	—	1	101	0,0008	0,006
1	—	1,5	12	0,0012	0,0072
2	—	3	12	0,0041	0,01
3	—	4,5	15	0,0076	0,0128
5	—	7	16	0,0098	0,0150
10	—	9	15	0,0126	0,0154
21	—	10	15	0,023	0,0182
43	—	15	16	0,043	0,0156
70	—	19	16	0,072	0,0168
130	10	26	17	0,175	0,0164
180	20	40	16	0,775	0,0150
160	34	82	14	1,624	0,0178
132	40	126	abgefallen	3,26	
120	55	170	do.	6,508 fast ausgewachs.	

Wir sehen aus dieser Tabelle, dass unterhalb der Vegetationsspitze eine längere, wachsende Zone mit grünen und functionirenden

Nebenblättern bedeckt ist, während die eigentlichen Blätter erst viel später sich entwickeln. Ganz ähnlich gebaut sind die meisten der windenden Papilionaceen, z. B. die Gattungen Phaseolus, Clianthus, Coemansia etc., die kletternden Rubusarten, die meisten Connaraceen, die gewöhnlich sehr kleine Nebenblätter besitzen.

Lianen mit Ranken. Die Ranken der Lianen, und zwar ebenso die Blatt-, wie die Sprossranken, werden sehr früh an der Vegetationsspitze angelegt und eilen immer der Entwickelung der Blätter voran. Schon solche Ranken, die nicht fest genug sind um eine Stütze zu erfassen, besitzen fertig ausgebildetes Gewebe in ihrem Innern, Chlorophyll und ausgebildete Spaltöffnungen, während die zugehörigen Blätter noch nicht ausgebildet sind. Es wird also in jenen Stadien ein Theil der späteren Thätigkeit der Blätter durch die jungen Ranken ausgeübt, so z. B. bei den Passifloreen, Vitaceen, Sapindaceen, Cucurbitaceen etc.

Lianen mit dimorphen Blättern. Mit diesen Lianen, die in der morphologischen Gliederung am weitesten vorgeschritten sind, hat uns Prof. Dr. M. Treub[1]) bekannt gemacht. Hiezu gehören Lianen, deren Langtriebe nur kleine Niederblätter in der Nähe der wachsenden Spitze tragen. Die normalen assimilirenden Blätter sind auf kurze, nicht nutirende Achseltriebe, Kurztriebe, beschränkt. Es wird auf diese Weise das Gewicht der seitlichen Organe der eine Stütze suchenden Langtriebe ad minimum reducirt, und doch durch die kleinen Niederblätter die wachsende Strecke der Langtriebe mit functionirenden, obwohl kleinen und leichten Organen versehen. Wie grosse Gewichtsverminderung der nutirenden Triebe dadurch erreicht werden kann, zeigen einige Wägungen. Bei Myxoporum nervosum Bl. (Oleaceae) wiegt ein Blatt der Kurztriebe 2,3 g, ein Niederblatt der Langtriebe 0,0038 g; bei Gnetum funiculare ein Blatt der Kurztriebe 1,48 g, ein Niederblatt der Langtriebe 0,004 g, bei Melodorum bancanum (Anonaceae) ein Blatt der Kurztriebe 1,7 g, ein Niederblatt der Langtriebe 0,0018 g, bei Salacia sp. (Hippocrateaceae) ein Blatt der Kurztriebe 2 g, bei Niederblatt der Langtriebe 0,0012 g.

Die schuppenförmigen Niederblätter sind in verschiedenen Gattungen verschieden gebaut. Bei den windenden Gnetumarten, speciell bei Gnetum neglectum, sind dieselben kurz, anliegend, zu zweien mit den Basen verwachsen. In jedes dieser Niederblätter

---

1) M. Treub, Sur une nouvelle categorie de plantes grimpantes, Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, III, 1883, pag. 44; Observations sur les plantes grimpantes du Jardin Botanique de Buitenzorg, ebenda pag. 160.

treten 5—7 Nerven, welche fast parallel verlaufen, gegen die Spitze convergiren und da verschmelzen. Man kann bei Gnetum Blätter finden, die Uebergänge bilden zwischen den gewöhnlichen Laubblättern und den Niederblättern, nämlich Niederblätter mit schmaler Lamina an den beiden Seiten des conischen Apicaltheiles. In solchen Blättern treten von den schon vereinten Blattnerven einige Seitennervillen fiederig in die rudimentäre Lamina. Man könnte also annehmen, dass die gewöhnlichen Niederblätter der Gnetumarten dem allein gebildeten Blattgrund und vielleicht Blattstielen ohne Lamina entsprechen.

Bei Myxoporum nervosum dagegen repräsentiren die Schuppenblätter eine metamorphosirte kleine und dünne, kurz gestielte Blattlamina. Bei den Tetraceraarten entsprechen die Niederblätter den verbreiterten Blattstielen. Bei diesen Pflanzen kann man an jedem der Langtriebe den Gang der Metamorphose von den normalen Laubblättern, die immer an der Basis der Schösslinge vorhanden sind, in allen Zwischenstadien finden bis zu jenen apicalen Niederblättern, an welchen von der Lamina nur ein schmaler Saum sich entwickelt hat, während der Blattstiel an den höher stehenden Blättern immer breiter wird.

Den Dimorphismus der Blätter bei den Lianen habe ich bei den Gramineen (Dinochloa), Anonaceen, Dilleniaceen, Hippocrateaceen (Salacia), Oleaceen (Myxoporum), Loganiaceen (Strychnos), Apocyneen, Euphorbiaceen (Xeroglottis), Dipterocarpaceen (Ancistrocladus) gesehen.

Wir können also alle hiesigen Lianen mit wohlentwickelten Langtrieben, an welchen die Blattentwickelung bedeutend retardirt wird, in die vier Gruppen eintheilen:

1. Langtriebe mit den Vorläuferspitzen,
2. mit entwickelten Nebenblättern neben den unentwickelten Blattanlagen,
3. mit den Ranken,
4. mit den sehr früh an der Vegetationsspitze sich ganz entwickelnden Niederblättern.

Aus den besprochenen Beobachtungen sind wir im Stande, trotz ihrer Verschiedenheit, auf gewöhnlichem Wege der Induction einige allgemeine Schlüsse zu bekommen.

So sind wir z. B. berechtigt, von einem rein morphologischen Standpunkte die Beobachtungen betrachtend, zu sagen, dass während der Entwickelung der Organe „treten in der Regel Theile auf, die ihre Entwickelung schnell durchlaufen, vor dem Organ, auf dem sie stehen, fertig werden, und vor ihm aufhören zu leben“. Die in der Paranthese stehenden Worte habe ich einer Abhandlung von Hermann Crüger aus Trinidad entnommen, welche schon im Jahre 1856 erschienen ist (Botanische Zeitung XIV, pag. 547, Westindische Fragmente: Die Vorläufer), aber wenig Beachtung gefunden hat. H. Crüger hat eine lange Reihe verschiedenartigster solcher „Vorläufer“ beschrieben und „als eine Classe von Thatsachen einstweilen abgesondert, die uns wohl später zu Gute kommen wird. Ich habe hierbei, sagt er, keine neue Theorie im Hinterhalt, ich kann einstweilen weder auf morphologischem, noch auf physiologischem Felde etwas auf eine neue Art erklären, begnüge mich damit, einer sehr verbreiteten Erscheinung ihren Platz anzuweisen“ (pag. 551). H. Crüger lieferte auch eine Classification der Vorläufer in I. Epidermoidale und zwar a) die Oberhaut selbst, b) die Anhangsorgane derselben und in II. tiefer eindringende Vorläufer, nämlich, A Drüsengebilde, während sub B die Spitzen eines einfachen Blättchens, das oberste Blättchen eines zusammengesetzten Blattes, Anhänge in der Nähe der Blattbasis, die Spitze eines Zweiges und die Anhänge in der Nähe der Basis eines Zweiges erwähnt wurden.

Wie es scheint war die Zeit, in welcher Crüger's Arbeit publicirt wurde, mit ihren morphologischen Streitigkeiten einer breiteren Beachtung derselben nicht günstig; andererseits, trotz der factischen Richtigkeit seiner Beobachtungen, war der durch ihn geschaffene Begriff der „Vorläufer“ sehr breit, alle morphologischen Einzelerscheinungen von heterogenster physiologischer Bedeutung umfassend. Dazu kommt, dass eben die meisten der auffallenden, grossen Vorläuferspitzen, wie die der Lianen, Musaarten, Caesalpiniaceen von ihm nicht erwähnt wurden.

Von dem physiologischen Standpunkte betrachtet lässt sich der Schluss ziehen, dass die embryonalen oder in der Entwickelung begriffenen, also noch zur Ausübung der gewöhnlichen Lebensfunctionen nicht fertigen und nicht fähigen grösseren Pflanzentheile Organe besitzen, welche die zur Zeit nöthigen Lebensfunctionen für dieselben ausüben. Dieser Satz scheint von einer grossen Allgemeinheit zu sein, und die in dieser Abhandlung angeführten Beispiele sind nur ein Bruchtheil der im ganzen Pflanzenreiche in der Fülle vorhandenen. Ich brauche nur zu erinnern an die verschiedenartigsten Vorkommnisse bei der Keimung, an die Kiemenorgane der keimenden Samen, mächtige Lenticellenentwickelung an den Keimlingen der verschiedensten grossen Samen, an die Aërophoren der sich entwickelnden Blätter u. s. w. Ebenso reiche Beispiele bietet die Embryologie der Thiere. Ich kann die bei anderen Gelegenheiten ausgesprochenen Worte wiederholen: „Auch die Entwickelungsgeschichte fordert eine biologische Betrachtung“. (Die Schutzvorrichtungen der Blüthenknospen [1]) p. 162.)

Morphogenetische Versuche.

Von

M. Raciborski.

(Mit 9 Figuren.)

I. Beeinflussung der Sporophyllbildung bei dem Acrostichum Blumeano affine.

In dem Farnquartier des botanischen Gartens in Buitenzorg habe ich im Januar 1897 mehrere sehr üppige und alte Rasen einer Farnart angetroffen, die trotz des ungemein üppigen Wuchses keine Sporophylle bildete und deswegen nicht bestimmt werden konnte. Ich habe zwei Jahre lang die Pflanzen in Beobachtung gehabt, Sporangien tragende Blätter wurden jedoch während dieser Zeit nicht gebildet und auch Herr J. J. Smith, der dieselben seit vielen Jahren kennt, hat nie solche beobachtet.

Da die Pflanzen alt genug waren, sollte man nach den Ursachen der Hemmung der Sporophyllbildung forschen und im günstigen Falle experimentell die Pflanze zur Bildung der Sporophylle zwingen. Manche im javanischen Walde gemachten Beobachtungen führten zur schnellen Lösung der Frage.

An mehreren nicht ganz dicht beschatteten Stellen des Waldes an den Vulkanen Salak und Gedeh wächst an der Erde zwischen der niedrigen Krautvegetation häufig eine ganzblätterige Farnart, die trotz ihrer Häufigkeit nur sterile Blätter trägt. Es gelang jedoch leicht, nebenbei auch fructificirende Exemplare zu finden; diese waren jedoch nur an den an Baumstämmen kletternden Exemplaren ausgebildet und haben ermöglicht, die Pflanze als Polypodium superficiale Bl. zu bestimmen. Mit dem wildwachsenden Polypodium konnte ich leider nicht experimentiren und musste mich mit den zahlreichen Beobachtungen begnügen, welche ich in meiner Pteridophytenflora von Buitenzorg auch erwähnt habe. Dagegen habe ich vor kurzem Versuche angestellt mit jener sterilen Farnart des Buitenzorger Gartens, um nachzusehen, ob durch Darreichen einer Stütze an dieselbe und Anlegen der sonst horizontal an der Erde und zwischen den morschen Blättern kriechenden Rhizome die erwarteten Sporophylle erscheinen

---

1) Flora 81. Bd. (Ergänzungsband z. Jahrg. 1895).

werden. Die Versuche haben das erwartete Resultat geliefert; die sonst horizontal kriechenden Rhizome haben sich bald durch ihre Haftwurzeln an der Stütze festgehalten, wuchsen an derselben vertical nach oben, brachten zunächst zwar sterile, doch von denen der liegenden Sprosse verschiedene Blätter und nach einigen derselben wieder anders gestaltete Sporophylle. Dieselben zeigten, dass die Pflanze ein Acrostichum ist, welches, dem A. (Chrysodium) Blumeanum verwandt ist, doch einige kleine Differenzen zeigt. Da die Heimath dieser Gartenpflanze nicht festgestellt ist, so habe ich auch von einer Diagnose Abstand genommen, werde dagegen hier mit Hilfe der Abbildungen die Heterophyllie der Blätter näher beschreiben.

Wächst die Pflanze horizontal am Boden, so werden die Rhizome nur 5—6 mm dick, dagegen langgestreckt zwischen dem Humus und vermoderten Blättern horizontal wachsend, ohne ihre Spitzen nach oben emporzurichten. An der Unterseite treten dann mehrere Centimeter bis einige Decimeter lange Nährwurzeln hervor; an der Dorsalseite stehen in zwei Zeilen die Laubblätter. Die einzelnen Blätter stehen alle weit von einander entfernt, durch die 5—15 cm langen Internodien getrennt. Die Blätter sind fiederig, die Blättchen an den beiden Rändern von der Basis bis zur Spitze gezähnt, vielfach doppelgezähnt. Solche Blätter zeigt die Fig. 1.

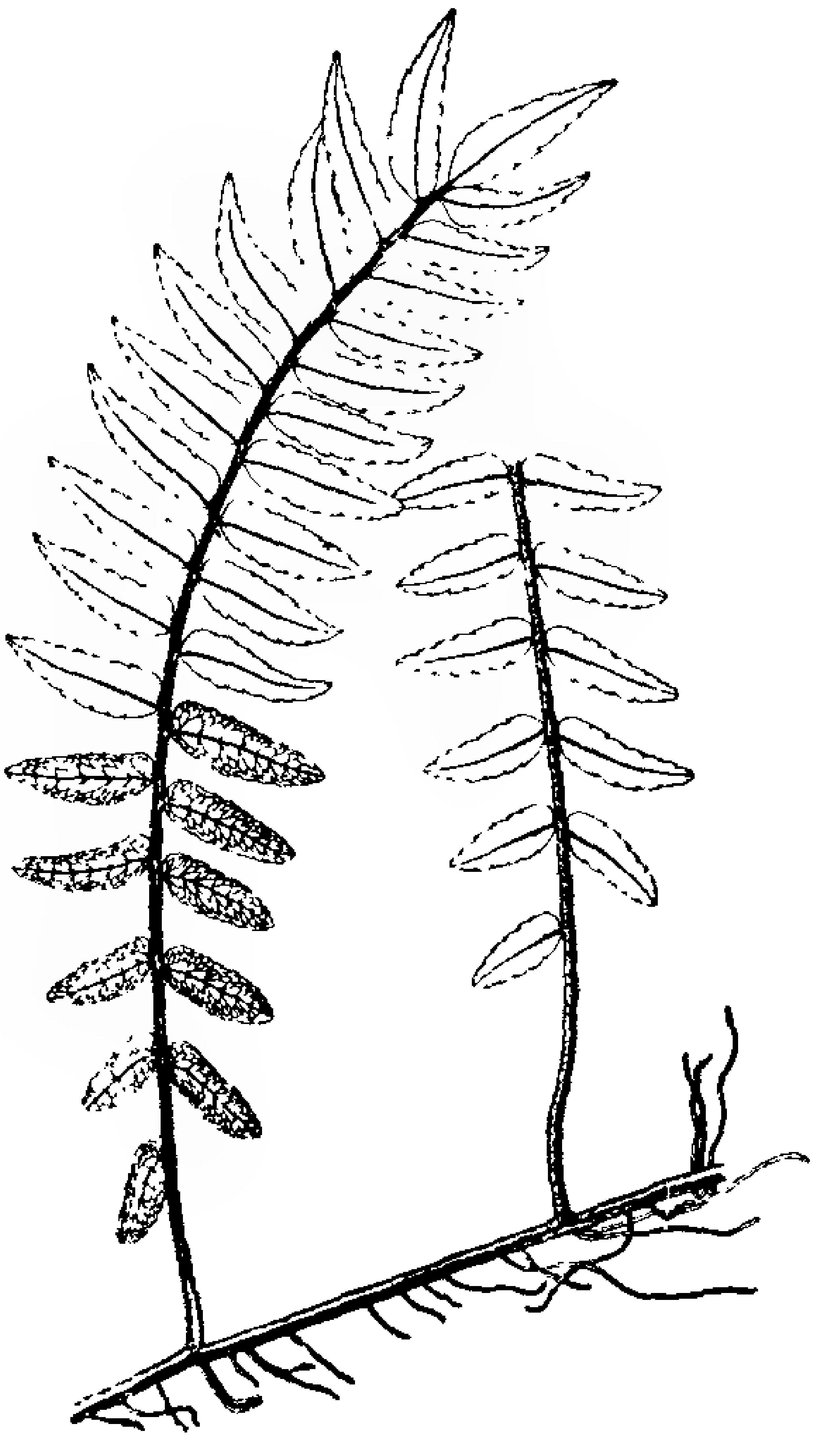


Fig. 1. Acrostichum aff. Blumeano. Ein steriler, horizontal kriechender Spross mit langen Internodien. $^1/_4$ nat. Gr.

Mehrere solcher Rhizome wurden nun an eine hölzerne Stütze vertical angelehnt und in 10 Tagen waren an ihnen schon Differenzen im Wuchs (an der wachsenden Spitze) sichtbar. Das Rhizom wurde zunächst dicker, um später sogar eine Dicke von 10 mm zu erreichen. Die Wurzeln stehen viel dichter, bleiben dagegen kurz und befestigen bald das Rhizom fest an die verticale Stütze. Die schon früher bis zu einer Länge von 1 cm grossen Blattanlagen entwickeln sich dann zu ebensolchen Blättern wie die der horizontalen Rhizome; die späteren Blätter zeigen eine Dimorphie. Ihre Blättchen sind nämlich merkbar grösser und, wenigstens an der basalen Hälfte, manchmal sogar bis zur Spitze, ganzrandig, dagegen nie doppelt gezähnt. Auch ihre Stellung am Rhizom ist verändert; es stehen nämlich jetzt immer zwei Blätter neben einander, dann folgt ein Internodium von 5—10 cm Länge und wiederum zwei neben einanderstehende Blätter.

Nachdem einige (1—3) solcher Blattpaare gebildet werden, erscheinen die Sporophylle, und zwar zunächst gewöhnlich Blätter, deren untere Blättchen steril bleiben und den vorhergehenden ähnlich gebaut sind, während weiter nach oben die Blättchen am Rande und den apicalen Theilen der Nervillen die Sporangien tragen. Die Lamina der fertilen Blätter ist, was die Länge und besonders was die Breite anbetrifft, sehr reducirt, schmal, ganzrandig. Dass die Reduction der Blättchenfläche auch in diesem Falle, wie in vielen anderen schon früher bekannten, durch die Bildung und das Wachsthum der Sporangien verursacht wird, zeigen die Uebergangsblätter, an welchen nur die Spitze der Blättchen fertil und auch in der Breite reducirt ist, während der steril gebliebene basale Theil normale Breite erreicht. Aehnliche Reductionen der Blattfläche durch das Wachsthum der Sporangien haben schon früher K. Goebel und H. Glück beschrieben. Die Sporophylle und Blätter der verticalwachsenden Sprosse zeigt Fig. 2.

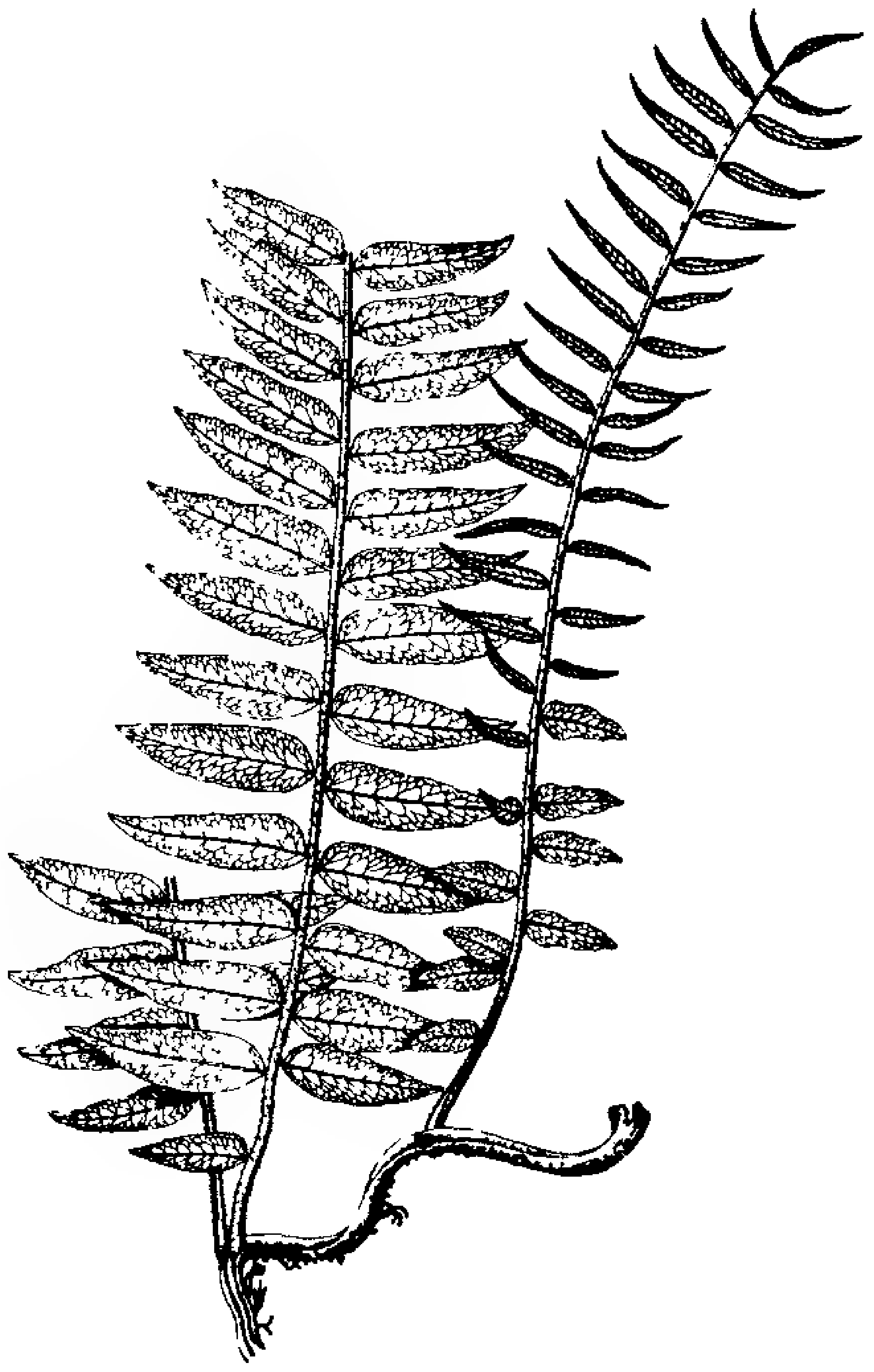


Fig. 2. Acrostichum aff. Blumeano. Ein vertical an einer Stütze wachsender Spross mit sterilen Blättern und Sporophyllen. In derselben Höhe stehen zwei Blätter. $^1/_4$ nat. Gr.

Die Zahl der Farne, bei welchen die Sporangienbildung durch das Wachsthum des Rhizoms an einer verticalen Stütze beeinflusst wird, ist sicher bedeutend, obwohl zahlreiche Arten mit kriechenden und emporsteigenden Rhizomen ebenso bei dem niederliegenden, wie bei dem verticalen Wachsthum derselben die Sporophylle bilden. So z. B. die Lindsaya repens, Polypodium adnascens, albicans, Acrostichum axillare. Dagegen konnte ich die Sporophylle des Acrostichum spectabile immer nur an den Baumstämmen finden, ebenso Acrostichum Blumeanum, Trichomanes auriculatum.

Die beschriebene Abhängigkeit der Sporophyllbildung von der Wachsthumsrichtung der Rhizome konnte ich an dem Acrostichum aff. Blumeano nicht näher analysiren. Jedenfalls handelt es sich hier nicht um eine Contactwirkung; die horizontalwachsenden Rhizome wachsen doch zwischen Humus, morschen Holzstücken und Blättern; ebensowenig um Differenzen in der Transpiration, da die Rhizome der in dem javanischen Gebirgswalde an den Stämmen wachsenden Acrostichum Blumeanum oder Polypodium superficiale zwischen den Moospolstern der Stämme eine ähnlich wasserreiche Atmosphäre finden wie zwischen den Blattkräutern der Erde. Ohne Frage ist der Lichtgenuss der an Stämmen wachsenden Rhizome grösser, als der am Boden kriechenden. Am stärksten jedenfalls ist in beiden Fällen die Richtung der Schwerkraft verschieden und diese wahscheinlich wirkt in unserem Falle als Auslösung.

Nebenbei will ich eine Beobachtung erwähnen, die ich mit dem verwandten Acrostichum (Stenochlaena) scandens gemacht habe. Diese Farnart gehört zu den gewöhnlichen Arten in der Nähe des javanischen Strandes. Als Wurzelkletterer kommt sie bis an die Spitzen der Bäume, an den steilen Abhängen der „barrancos“ am Krakatau klettert sie in der Asche bis zum Erreichen des oberen Randes der Schluchten. Die Sporophylle findet man immer nur an den wenigstens 1—2 m hoch emporgekrochenen Exemplaren. Nur eine Ausnahme davon konnte ich am warmen Boden neben den heissen Quellen unterhalb des Gunung Pantjar bei Buitenzorg beobachten. Das warme Wasser bildet hier einen eisenhaltigen Kalksinter, an welchem neben der ausgesprochenen Strandpflanze Acrostichum aureum auch grosse Rasen des Acrostichum (Stenochlaena) scandens wachsen. Diese fructificiren hier reichlich, obwohl ihre Rhizome im und auf dem warmen Boden ohne eine Stütze sich schlängeln.

II. Ueber Umbildung der Kurztriebe in Langtriebe und die dadurch bedingte Beeinflussung der Blattstellung.

Bei vielen Kräutern, Bäumen oder Lianen sind verschiedene Zweige eines Sprosssystems verschieden morphologisch aufgebaut und infolge dessen ihre physiologischen Leistungen verschieden. Wohl am häufigsten ist die Arbeitstrennung bei differenten Lang- und Kurztrieben vorhanden und das correlative Verhältniss derselben allgemein bekannt. Wir wissen, dass das Vorhandensein eines Langtriebes mit wachsender Vegetationsspitze die seitlichen Zweige häufig zwingt, plagiotrop zu wachsen, ebenso, wie häufig nach dem Abschneiden der orthotropen Vegetationsspitze des Langtriebes eine oder mehrere der plagiotropen Kurztriebe zu Langtrieben auswachsen. Es ist offenbar eine hemmende Wirkung der wachsenden Vegetationsspitze des Langtriebes auf die Vegetationsspitzen der Seitenzweige vorhanden.

Doch nicht immer gelingt es, durch das blosse Decapitiren eine beliebige Seitenknospe zur Bildung eines Langtriebes zu zwingen. Zunächst hängt es von der Zeit ab, in der ein Versuch gemacht wird. Die meisten Pflanzen zeigen eine eigenthümliche Rhythmik oder Periodicität ihrer morphogenen Arbeiten, also auch der Zweigbildung; zu unrichtiger verspäteter Zeit angestellte Versuche führen gewöhnlich nicht zum Ziel. Andererseits besitzen manche Pflanzen specielle Reserveknospen, welche zu den Langtrieben sich umbilden, während andere Knospen immer nur Kurztriebe bringen. So z. B. die interessante Gramineenliane Dinochloa Tjankorreh Bl., welche mit Hilfe der geotropischen Krümmungen der Krümmungszone ihrer Knoten bis an die hohen Kronen der Waldbäume klimmt. Die Pflanze bildet sehr lange klimmende Langtriebe, welche nur scheidenförmige Niederblätter und Büschel kurzer, Laubblätter tragender Kurztriebe an jedem Knoten erzeugen. Wie aus der Abbildung (Fig. 3) zu sehen ist, bildet sich in der Achsel jedes Blattes eine grosse, aber niedrige und flachangedrückte, mit Schuppen bedeckte Achselknospe, deren Vegetationsspitze normal nicht entwickelungsfähig ist. Dagegen in den Achseln der untersten Schuppenblätter dieser Knospe entwickeln sich rasch die Vegetationsspitzen der Kurztriebe, aus den untersten Achselknospen derselben wieder neue, und so entstehen ganze Büschel der Kurztriebe als Aeste dritter, vierter und fünfter Ordnung, während die Gipfelknospe zweiter Ordnung ruhen bleibt. Schneiden wir dagegen einem rasch wachsenden Langtriebe die Spitze ab, dann treibt jene sonst ruhende Knospe zweiter Ordnung und bildet einen Langtrieb, welcher die Stelle der abgeschnittenen Spitze einnimmt (Fig. 4).

Etwas ähnliches bieten viele Phyllantheen (z. B. die Glochidionarten etc.), welche an den orthotropen Langtrieben nur kleine Schuppenblätter, an den plagiotropen Kurztrieben Laubblätter tragen. K. Goebel hat gezeigt, dass man die Letzteren zwingen kann, sich zu orthotropen Langtrieben umzubilden, doch nach meinen Erfahrungen gelingt der Versuch bei der schönen Phyllantheae Tylosepalum aurantiacum nur in gewissen Altersstadien[1]. Aeltere Pflanzen bilden in der Achsel der plagiotropen Achseltriebe (also als einen acropetalen Beispross) eine schuppenbedeckte, orthotrope Knospe. Nach dem Decapitiren der Vegetationsspitze einer älteren Pflanze treiben jene orthotropen Achselknospen und erzeugen wiederum plagiotrope Seitensprosse; dagegen ist mir nicht gelungen, eine directe Metamorphose der gewöhnlichen plagiotropen Seitenknospen zu Langtrieben zu erzielen. Solche gelang endlich an sehr jungen Keimlingen, welche zunächst keine Schuppen, sondern kleine Laubblätter tragen. Nach der Decapitation bildet sich eine normale Achselknospe zum Langtrieb.

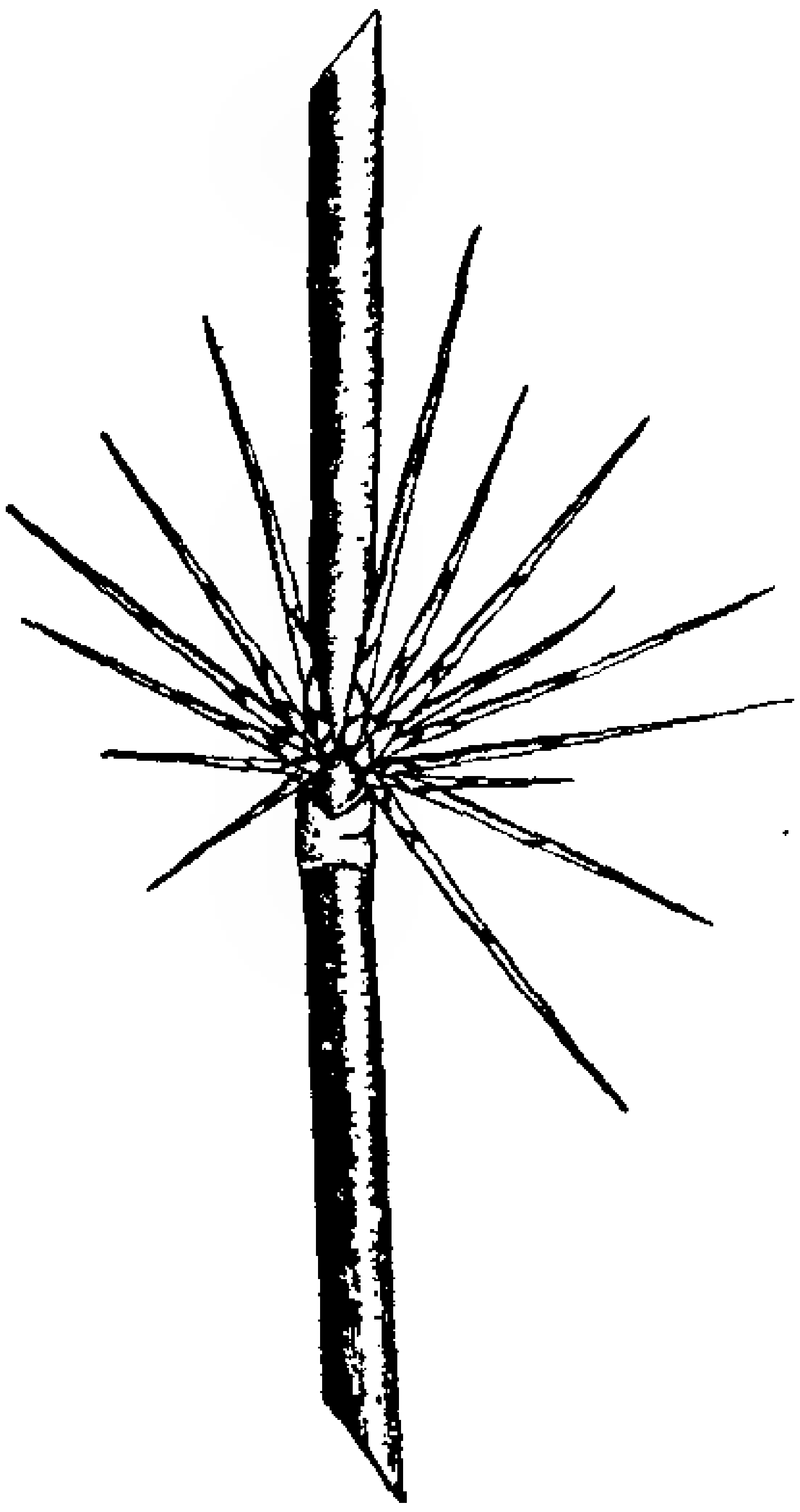


Fig. 3. Dinochloa Tjankorreh. Eine Achselknospe des normal wachsenden Langtriebes. Die Kurztriebe bilden sich aus den Achselknospen höherer Ordnungen; die Knospe zweiter Ordnung bleibt ruhend. $^1/_2$ nat. Gr.

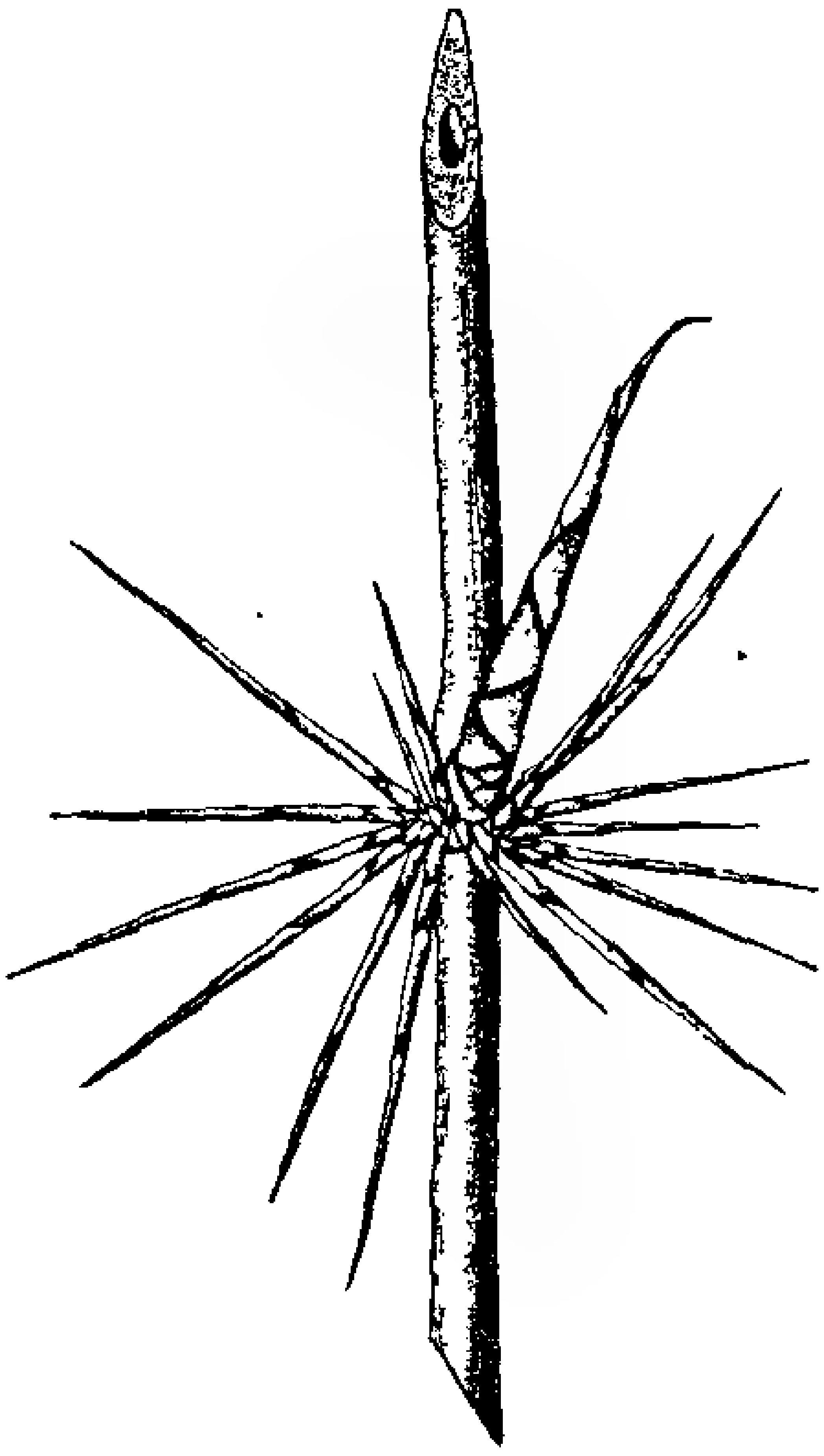


Fig. 4. Dinochloa Tjankorreh Bl. Die Achselknospe eines decapitirten Langtriebes. Die sonst ruhende Knospe zweiter Ordnung bildet sich zu einem Ergänzungsspross des Langtriebes. $^1/_2$ nat. Gr.

In den Fällen, wo die Pflanze dimorphe Blätter besitzt, kleine, schuppenartige Niederblätter an den Langtrieben und grosse Laubblätter an den Kurztrieben, wo dabei durch eine Decapitation die Kurztriebe leicht in die Laubtriebe umzuwandeln sind, haben wir interessante Demonstrationsobjecte der wirklichen Metamorphose der

---

[1] Dies stimmt übrigens auch mit den Angaben von Goebel, der zu seinen Versuchen junge Stecklingspflanzen benützte.

Laubblätter in Schuppenblätter. So z. B. bei allen windenden Gnetumarten. Gnetum neglectum hat kurze, dreieckige, anliegende, zu zweien mit den Basen verwachsene Niederblätter an den Langtrieben, und diese fallen schon wenige Internodien unterhalb der Vegetationsspitze ab. Von Blattlamina ist hier keine Spur, während bei verwandten Arten z. B. G. funiculare, G. Ula die Spuren derselben als schmale Randsäume an dem oberen Rande der Schuppenblätter vorhanden sind. Während die Langtriebe rasch wachsen, unaufhörend nutiren, lange Internodien besitzen, treten aus den Achseln der abgefallenen Schuppenblätter die kurzen, nichtnutirenden, einige Paare decussirter Laubblätter tragende Kurztriebe. Schon das erste Blattpaar der Kurztriebe ist als Laubblattpaar entwickelt. Durch das Decapitiren der kräftig wachsenden, jungen, dicken Langtriebe gelingt es immer, einen oder mehrere der schon angelegten Kurztriebe zu Langtrieben umzuwandeln und dabei zugleich die Anlagen der Laubblätter zur Ent-

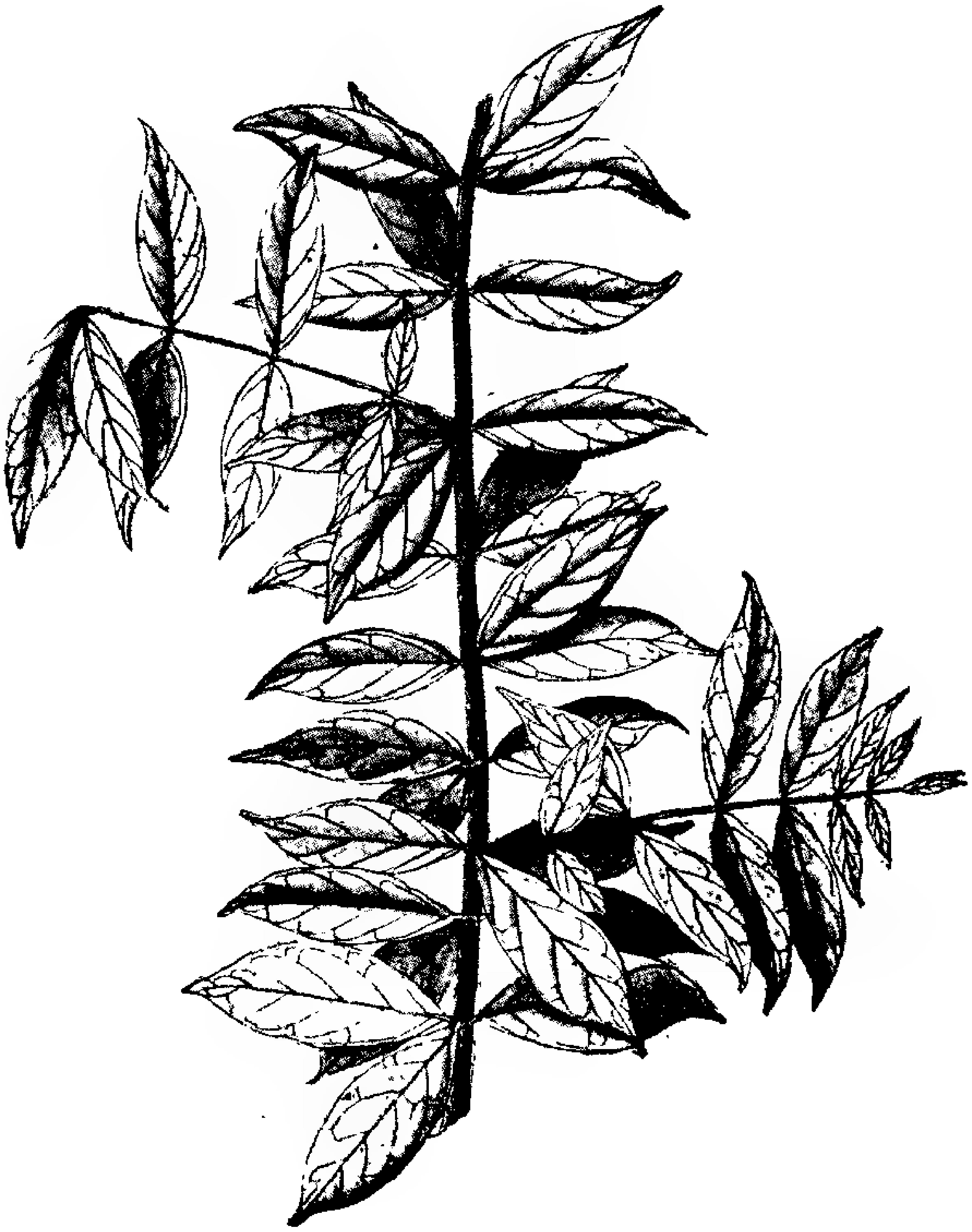


Fig. 5. Apocyneae Nr. 83 Hort. Bog. Die Blätter des Langtriebes in dreigliedrigen Wirteln, die der Kurztrieb opponirt und decussirt. $^1/_3$ nat. Gr.

wickelung als schuppenartige Niederblätter zu zwingen. War zur Zeit des Versuches das erste Blattpaar der Seitenknospe schon mehr in der Entwickelung vorgeschritten, dann entwickelt es noch normale Laubblätter, auf welche entweder normale Schuppenblätter oder aber wenige Uebergangsblätter mit einem schmalen Laminasaum folgen und erst später die kleinen Niederblätter ohne Spuren von Lamina. Viel mehr Uebergangsblätter bilden sich bei einem gleichen Versuche bei den Arten der Dilleniaceengattung Tetracera, wo an den künstlich hervorgerufenen Langtrieben der ganze Gang der Metamorphose, der succesiven Verkleinerung der Lamina und der Erweiterung des Blattstiels in allmählichen Uebergängen an einem Spross zn verfolgen ist.

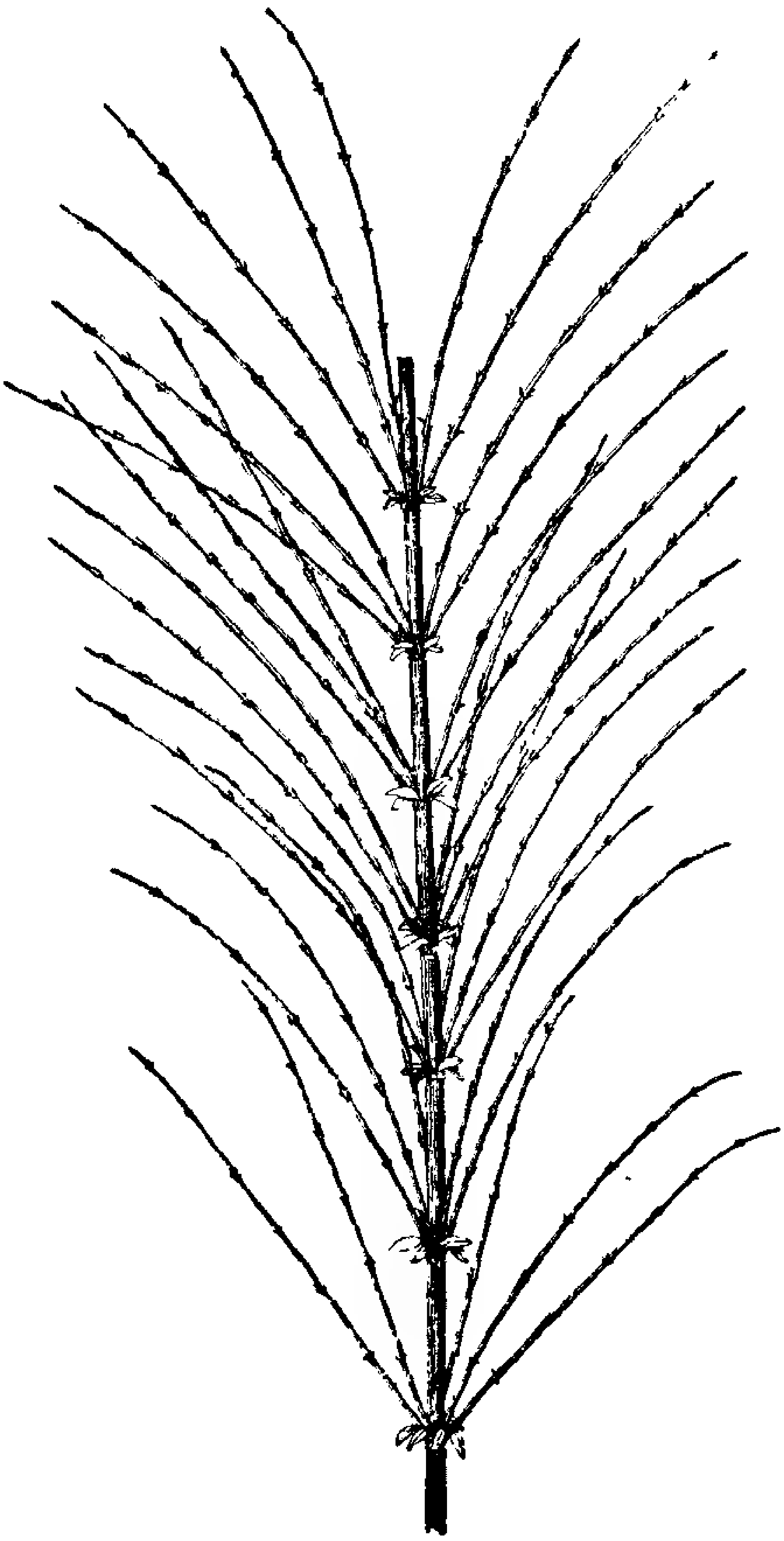


Fig. 6. Russelia juncea. Ein Langtrieb mit fünfgliedrigen Blattwirteln und dünnen Achseltrieben, an welchen dreigliedrige Blattwirtel stehen.

Bei vielen Pflanzen ist zwischen den Lang- und Kurztrieben eine Differenz in der Blattstellung vorhanden. Sehr häufig ist die Blattstellung der Langtriebe radiär, der Seitentriebe dorsiventral, zweizeilig. In diesen Fällen bringt die künstliche Umbildung eines dorsiventralen Kurztriebes zu einem radiären Langtrieb die Abänderung der Blattstellung mit sich. Experimentell haben auf diese Weise Goebel bei Phyllanthus und Kny bei Corylus die Blattstellung der Triebe verändert.

Seltener sind die Fälle, wo bei einer Blattstellung in Wirteln die Zahl der Blätter eines Wirtels an den Langtrieben eine andere, und zwar grössere, als an den Kurztrieben ist. So z. B. bei einem windenden Strauche aus der Familie der Apocyneen (Apocyneae Nr. 83, Hortus bogoriensis). Wie die Fig. 5 zeigt, stehen die Blätter an allen kräftigeren Langtrieben in dreigliedrigen, opponirten Wirteln, seltener in viergliedrigen, nur selten, und zwar an sehr schwachen Geisseln, sind die Blätter gegenüberstehende. Dagegen die Kurztriebe haben immer gegenüberstehende, opponirte Blätter. Es gelingt durch Decapitation der starken, windenden Langsprosse, wenn dieselbe an noch jungen und wachsenden Zweigen gemacht wird, immer, die schon angelegten Achselknospen des obersten Blattwirtels, welche sonst Kurztriebe mit opponirten Blattpaaren geliefert hätten, in Langtriebe umzubilden, also eine Blattstellung in zweigliedrigen Wirteln, wo die Blätter um 180° von einander entfernt sind, in eine Blattstellung in dreigliedrigen Wirteln mit Blattentfernung von 120°, umzubilden. Die ersten Blätter der neu entstandenen Langtriebe, welche

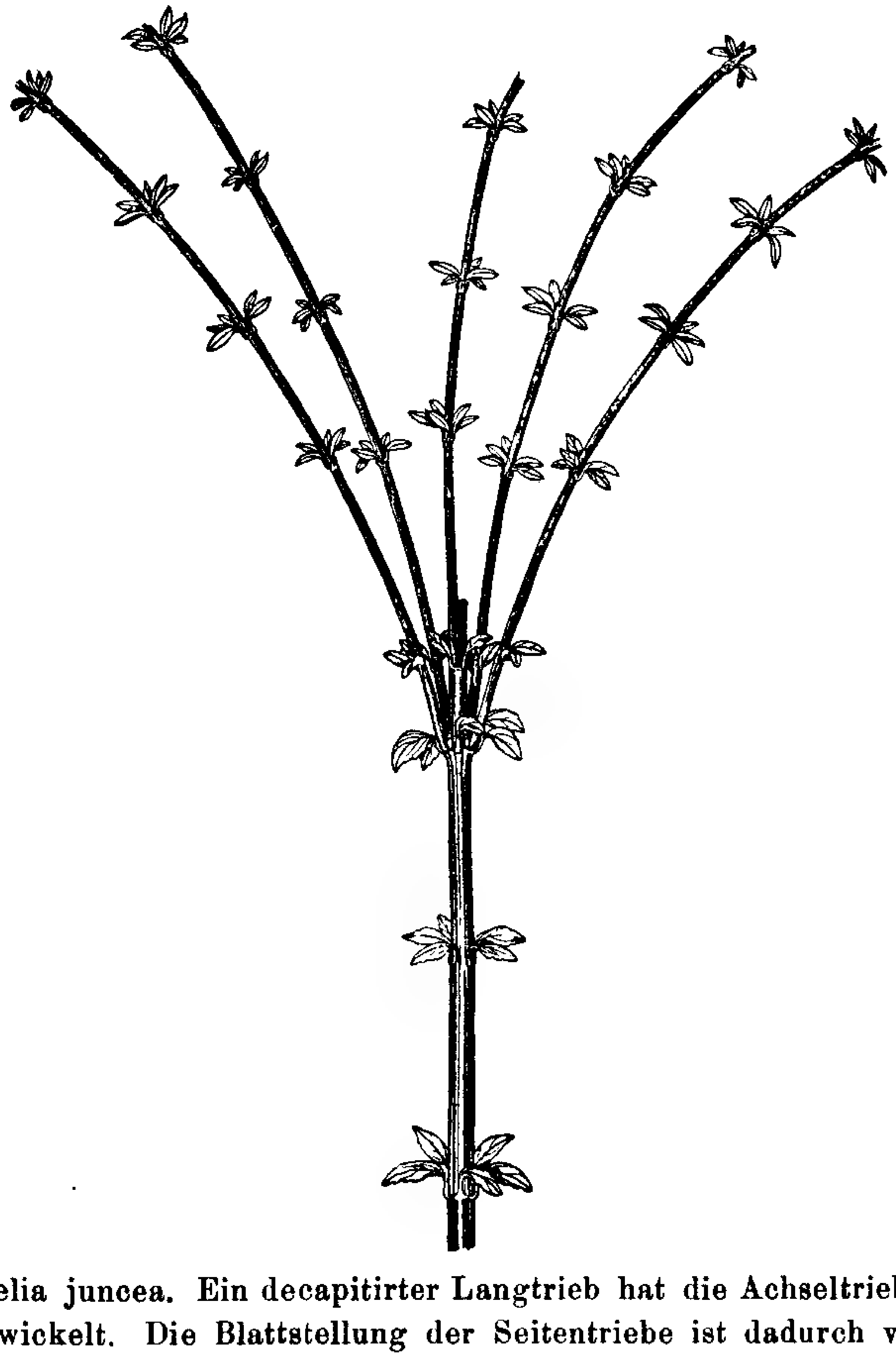


Fig. 7. **Russelia juncea.** Ein decapitirter Langtrieb hat die Achseltriebe als Langtriebe entwickelt. Die Blattstellung der Seitentriebe ist dadurch verändert.

in der Knospe schon angelegt waren, stehen noch opponirt und decussirt, die weiteren zu drei in einer Höhe.

Russelia juncea, eine wirtelig beblätterte Scrophularineae, hat ebenso eine kleinere Anzahl der Blätter in den Wirteln der Kurztriebe, eine grössere und zwar auch grössere Blätter in den Wirteln der Langtriebe. Am häufigsten ist der Fall anzutreffen, wo an den Langtrieben die Blattwirtel fünfgliedrig, an den Kurztrieben, mit Ausnahme des untersten zweigliedrigen Blattpaares, dreiblättrig sind. Die Fig. 6 zeigt diesen gewöhnlichsten Fall. An sehr starken Sprossen sind zwar Abweichungen vorhanden, und zwar treffen wir dann Langtriebe mit sechs- oder sogar siebenblättrigen Wirteln, an den Seitentrieben sind dann drei-, vier-, sehr selten sogar fünfblättrige Wirtel entwickelt.

Nach dem Abschneiden der Vegetationsspitze eines Langtriebes entwickeln sich die Achselknospen des obersten, seltener der beiden obersten Blattwirteln zu Langtrieben, welche, wenn der Versuch an einem Spross mit fünfgliedrigen Wirteln angestellt war, zunächst ein transversales Blattpaar tragen, höher dagegen nur fünfgliedrige Wirtel bilden, wie es die Fig. 7 zeigt. Die Vegetationskegel der Achselknospen, welche an unbeschädigten Stengeln an derselben Höhe drei um 120° entfernte Blätter bilden, können wir also beeinflussen zur Bildung von je fünf, um 72° entfernte Blätter.

III. Umbildung der Langtriebe in Kurztriebe.

Die Metamorphose der Kurztriebe in die Langtriebe geschieht in vielen Fällen leicht unter dem Einfluss der Beförderung und Kräftigung des Wachthums der Knospen der Kurztriebe. Schwieriger war mir, die umgekehrte Metamorphose experimentell hervorzurufen, die der Langtriebe in die Kurztriebe.

War eine Kräftigung des Wachsthums nöthig um die Kurztriebe zu Langtrieben umzuwandeln, so konnte man a priori vermuthen, dass zu der Umkehrung des Versuches eine Hemmung des Wachsthums der Langtriebe nöthig wird. Ich habe zunächst im Freien an den Langtrieben der Lianen einige Beobachtungen gesammelt, über welche hier kurz referirt wird.

Viele Lianen, besonders diejenigen mit windenden Sprossen, bilden Lange, frei in der Luft nutirende Geisseln, welche nach einer Stütze suchen. Wird keine Stütze gefunden und die Geisseln wachsen weiter ohne Stütze in die Luft, dann wird endlich die Biegungsfestigkeit dieser leichten und dünnen Triebe überschritten, sie beugen sich nach unten und hängen endlich wie die Aeste eines Trauerbaumes an der Krone des Stützbaumes nach unten. Auf diese Weise entstehen jene wunderschönen grünen Draperien und Mauern, welche die Baumkronen ganz umhüllen und eine Umrahmung vieler tropischer Schluchten und Wälder bilden. Nach dem weiteren Verhalten der Vegetationsspitzen, dieser jetzt in dem Winden und dem Wachsthum nach oben verhinderten Langtriebe, können wir zwischen verschiedenen Lianen manche Verschiedenheiten finden und zwar folgende.

Bei den windenden Gnetum-, Cocculus- und Dioscoreaarten und bei den meisten anderen windenden oder rankenden Lianen versucht zunächst die Vegetationsspitze sich emporzurichten und weiter nach oben, wenn auch am eigenen, niederhängenden Stamm zu wachsen. Doch es gelingt nur selten, die meisten Vegetationsspitzen sterben mit den jüngsten Blättern ab, der der lebenden Vegetationsspitze beraubte hängende Langtrieb, erstarkt, bildet die beblätterten Kurztriebe, um nach einer längeren Zeit, wenn die Kräftigung weit genug vorgeschritten ist, aus günstig gelegenen Achselknospen neue windende Langtriebe zu treiben und so wieder in die Höhe zu gelangen.

Manche der herabhängenden Aeste erreichen die Erde und wachsen dann lange Strecken horizontal im Gras oder zwischen den morschen Blättern des Waldes, bis eine Stütze erreicht wird, an welcher die Pflanze sich wieder emporwinden kann. Es sind häufig in dem javanischen Walde die zwischen dem Humus weit horizontal kriechenden Langtriebe der Lianen zu finden; doch nicht immer stammen sie von solchen herabhängenden Aesten. Viele Lianen, z. B. Poivrea (Combretaceae), Smilax, Thunbergia grandiflora, treiben neben den negativ geotropisch wachsenden, windenden oder rankenden Zweigen, wenn die Pflanze genügend stark ist, aus der Stammbasis mehrere Meter lange, horizontal am Boden wachsende Flagellen, die in der Umgebung nach einer neuen Stütze suchen.

Es findet also bei den meisten windenden Lianen, wenn ihre Langtriebe keine Stütze umfasst haben, unter dem Einfluss der eigenen Schwere die Biegungsfestigkeit des Stengels überschritten wurde und ihre windende Spitze sich nicht mehr emporrichten kann, nicht nur eine Hemmung des Wachsthums derselben, sondern sogar ein Absterben statt. Doch nicht bei allen windenden Lianen wirkt der erwähnte Umstand so stark, bei manchen führt die dadurch bewirkte Hemmung des Wachsthums nur zur Metamorphose der Langtriebe in die Kurztriebe. So z. B. bei der windenden Malpighiacee Hiptage madablota Grtn.

Die Pflanze bildet sehr lange, windende Langtriebe, mit langen Internodien. Ragt ein windender Spross frei in die Luft ohne eine Stütze erreicht zu haben, dann entwickeln sich die apicalen Blätter nur wenig, aber bleiben längere Zeit in jugendlichem Stadium, und vermögen endlich nicht auszuwachsen. Wird ein solcher Zweig zu lang, dann kann er sich nicht mehr aufrecht erhalten, sondern hängt nach unten herab. Findet er auch jetzt keine Stütze, dann stirbt jedoch seine Vegetationsspitze nicht, wie bei den vorher erwähnten Gattungen, sondern verliert die Fähigkeit des Windens, bildet, wie ein gewöhnlicher Kurztrieb derselben Pflanze, eine beschränkte Anzahl gewöhnlicher Laubblätter und schliesst mit einer ruhenden Vegetationsspitze ab. An solchen herabhängenden Sprossen sehen wir also im morphologisch unteren Theile normale Blätter, höher die weit von einander entfernten, aber klein gebliebenen letzten Blätter des Langtriebes, und an der Spitze wieder grosse Blätter des Kurztriebes. Die Fig. 8 zeigt die beschriebene Metamorphose der Spitze eines Langtriebes zu einem Kurztrieb.

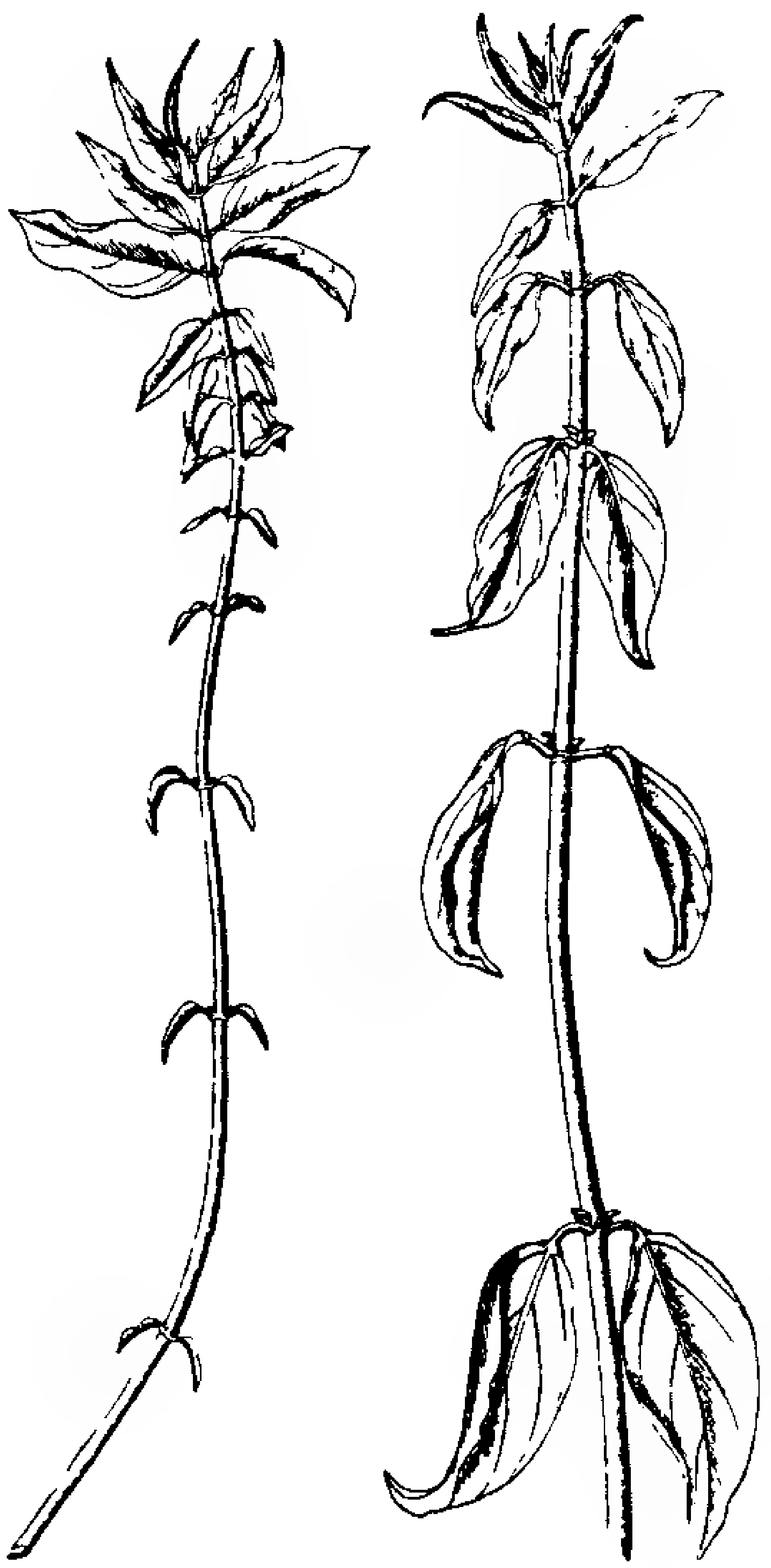


Fig. 8. Hiptage madablota. Zwei Langtriebe; der eine hat eine Stütze erreicht und ist normal beblättert; der andere, stützenlose, bildet zunächst kleine Blätter und verändert sich endlich in einen Kurztrieb mit beschränktem Wachsthum. $^1/_4$ nat. Gr.

Noch schöner zeigt dieselbe Metamorphose und unter denselben Bedingungen die Oleaceenliane Myxoporum nervosum Bl., wie die beigefügten Abbildungen (Fig. 9 *a, b, c*) zeigen. Die Pflanze hat dimorphe Blätter und dimorphe Zweige. An den dickeren, vierkantigen, sehr langen, windenden Langtrieben werden nur vergängliche, kleine, bald unterhalb der Vegetationsspitze abfallende Schuppenblätter gebildet. Aus den Achselknospen der schon abgefallenen Schuppenblätter kommen die dünnen, kurzen, nicht windenden Kurztriebe hervor, welche 2—3 Paare grosser Laubblätter in kurzen Abständen tragen. Fig. 9 *a* zeigt die Spitze eines Langtriebes, Fig. 9 *b* einen seitlichen Kurztrieb. Hängt nun ein stützenloser Langtrieb nach unten herab und findet auch in dieser Lage nicht bald eine Stütze, dann verliert er das Vermögen des Nutirens, dagegen bildet er grössere Blätter und nach 1—2 Paaren der Uebergangsblätter normale, dicht stehende Laubblätter, wie solche sonst nur an den Kurztrieben vorhanden sind, und schliesst sein Wachsthum mit einer ruhenden Gipfelknospe ab. Einen solchen in Kurztrieb umgewandelten Langtrieb zeigt die Fig. 9 *c*.

Ich will die kurze Mittheilung nicht schliessen, ohne zu erwähnen, dass viele Pflanzen vorhanden sind, wo die physiologische Arbeitstrennung, wie solche Lang- und Kurztriebe aufweisen, nicht nur auf verschiedene Sprosse desselben Individuums, sondern an einem Spross zeitlich getrennt vorkommen. Schöne Beispiele dieser Art liefern die Bambusaarten, deren Stämme im unteren Theile die Function der Langtriebe haben und an der Spitze, kurz vor dem Aufhören des Wachsthums, Assimilationsblätter tragen, wie solche sonst an den Kurztrieben vorkommen.

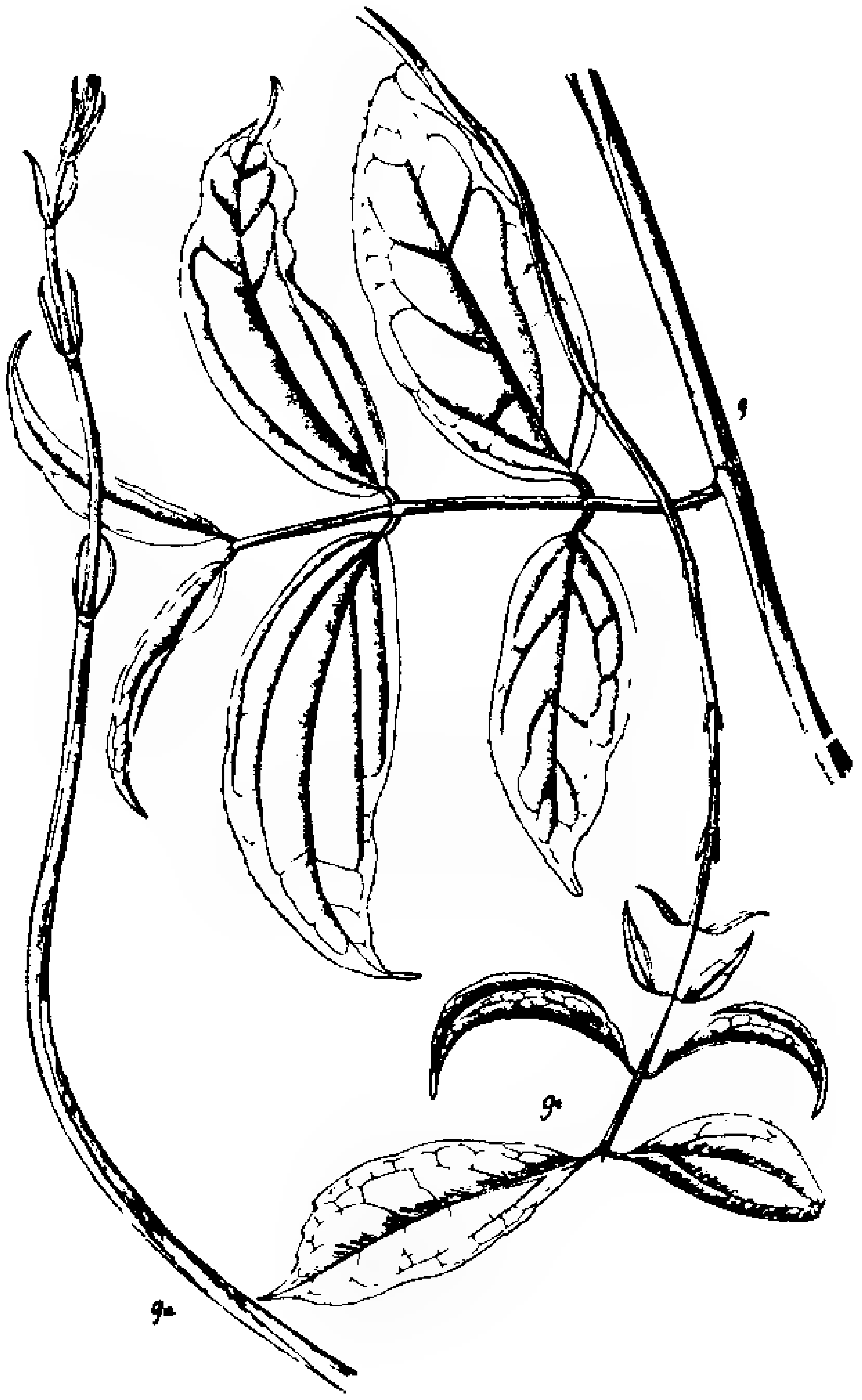


Fig. 9. Myxoporum nervosum; a) ein Langtrieb mit Schuppenblättern; b) (rechts)*) ein Kurztrieb mit Laubblättern; c) ein metamorphosirter Langtrieb endet sein Wachsthum als Kurztrieb $1/3$ nat. Gr.

---

*) Der Buchstabe b ist vom Zinkographen nicht wiedergegeben.

Ueber myrmecophile Pflanzen.

Von

M. Raciborski.

Mit 6 Figuren.

Die bestbekannte myrmecophile Pflanzenart, nämlich die südbrasilianische Cecropia adenopus, wird durch die Schutzameisen gegen die Ameisen der Gattung Atta, welche ihre Blätter sonst zerschneiden und wegschleppen würden, vertheidigt. „Andere Thiere werden, wie es scheint, nicht ferngehalten, Raupen kommen auf dem Baume vor, allerdings, ohne grossen Schaden zu verrichten" (Schimper, Pflanzengeographie p. 156). Auf Java scheinen keine Schlepperameisen vorzukommen; die der Pflanze nützliche Thätigkeit der Ameisen beruht bei den hier wachsenden myrmecophilen Pflanzen auf der Vertilgung verschiedener Raupen, die schädliche Thätigkeit auf der Züchtung der vielfach der Pflanze sehr schädlichen Blattläuse.

Man sollte meinen, dass bei der grossen Menge verschiedener Ameisen auf Java, und speciell in Buitenzorg, die mit Belt'schen resp. Müller'schen Körperchen, als Ameisenbrödchen versehene, amerikanische, hier an verschiedenen Stellen des Gartens gepflanzten Acacia sphaerocephala und Cecropiaarten häufiger als andere Pflanzen von den Ameisen besucht oder sogar ständig bewohnt würden. Das ist jedoch nicht der Fall. Die Brödchen werden auch hier gebildet und fallen ab, ohne Nutzen für die Ameisen.

Dass jedoch die Ameisen den Pflanzen, und speciell den Culturpflanzen, von Nutzen sein können, ist eine alte javanische Erfahrung, und ich habe es mehrfach von den Zuckerrohrpflanzern gehört. Interessante Mittheilungen darüber hat in Teysmannia (Bd. VI pag. 673, 1895) Dr. A. Vorderman mitgetheilt. Die Bewohner der Gegend von Tjilintjing, östlich von dem Hafen von Batavia, Tandjok Priok, sammeln im Walde und an den Strandbäumen die Nester der grossen und bösartigen rothen Ameisen, bringen diese in ihre Gärten und hängen sie auf die schattigen Mangobäume. Die Früchte der Mangifera indica werden sehr häufig durch den Käfer Cryptorrhynchus mangifera Fabr. vernichtet, bei dem häufigen Besuch der Ameisen bleiben jedoch die Früchte gesund und raupenfrei. Deswegen füttern die Malayen die Ameisen mit Fleisch der Leguane und der anderen Thiere, verbinden die einzelnen Bäume durch Taue von Bambusastämmen, um die Spaziergänge den Ameisen zu ermöglichen und zu erleichtern, vertilgen sogar die schwarzen Ameisen, welche den rothen feindlich gesinnt sind.

Dass Ben Akiba doch Recht hatte, zeigt wiederum eine Mittheilung von Prof. de Groot in Teysmannia (Bd. IX p. 535, 1898), welche die Uebersetzung eines Fragmentes des chinesischen Buches „Khi leh phien“, welches aus dem zwölften Jahrhundert stammt, enthält. Wir erfahren, dass schon zu jener Zeit die chinesischen Pflanzer ebenso die Ameisen gesammelt, gezüchtet und geschützt haben, um auf diese Weise ihre Orangen und Mandarinenbäume raupenfrei zu erhalten. Es ist da sogar eine besondere Arbeiterklasse, die der Ameisensammler, entstanden.

Aber auch stark schädlich können die Ameisen einem Pflanzer sein und nicht nur durch das Verschleppen der Blattläuse; es sind die gewöhnlichen kleinen Bodenameisen von jedem Tabakspflanzer sehr gefürchtet, da sie die kleinen Tabakssamen aus den Saatbeeten gänzlich aufsammeln und verschleppen. Deswegen werden auf Java die Tabakssaatbeete von niedrigen Graben mit fliessendem Wasser umzäunt, um die Invasion der Ameisen zu verhindern. Auf ähnliche Weise verschleppen die Ameisen die abgefallenen rothen, runden Früchte der Rivinaarten.

In Folgendem werde ich einige Beispiele der myrmecophilen Pflanzen der javanischen Flora erwähnen, und zwar Arten, welche den Ameisen Nahrung darbieten. Am meisten interessant ist dabei Pterospermum javanicum Jungh., ein Baum, welcher die Perldrüsen, welche die Ameisen als Brödchen abreissen, in zu kleinen Bechern metamorphosirten Nebenblättern bildet.

Pterospermum javanicum Jungh., ein hoher Baumriese aus der Familie der Sterculiaceae, ist auf Java in den Wäldern des Hügellandes allgemein verbreitet. Eine ausführliche Beschreibung dieser Art haben vor Kurzem Dr. Koorders und Dr. Valeton in dem zweiten Bande der „Bijdrage tot de Kennis der Boomsoorten von Java“ pag. 186—191 geliefert, auf welche ich hiermit verweise.

Die langen seitlichen Aeste sind dorsiventral, zweizeilig Blätter tragend, welche unterseits weiss, fast silberglänzend sind. Die Blätter sind kurzgestielt und besitzen je zwei Nebenblätter, welche neben der Basis des Blattstieles inserirt sind, eines nach oben an dem horizontalen Zweig, das andere dagegen nach unten gerichtet. Die beiden Nebenblätter eines Blattes sind verschieden ausgebildet. Die Fig. 1 zeigt die untere Ansicht einer Zweigspitze. Die nach oben fallenden Nebenblätter sind pfriemenförmig, bis 3 mm lang, bis 0,7 mm an der Basis dick, ganz in braune, in einen Haarschopf an der Spitze auslaufende Haare eingewickelt, besitzen etwas Chlorophyll, reichlich

Kalkoxalat und Gerbstoffzellen, Spaltöffnungen, fallen bald ab, kurz zeigen wenig Interessantes. Die nach unten gerichteten, den vorigen gegenüberstehenden Nebenblätter sind durch Stamm und Blattstiel ebenso vor den Regentropfen, wie vor den Sonnenstrahlen geschützt und als tiefe, conische, mit der Oeffnung nach unten gerichtete Becher entwickelt, die mit schmaler Spitze des Conus angeheftet und an dem breiten unteren Rande an einer Stelle in eine abseits gerichtete schmale Spitze ausgezogen sind. Die runde Oeffnung ragt immer nach unten, die Innenfläche ist dicht mit kleinen weissen, in dem Haarpilz versteckten Perldrüsen bedeckt, die von den schwarzen Ameisen regelmässig aufgesucht und herausgerissen werden.

DieBecher, deren vergrösserte Abbildung die Fig. 2 zeigt, während die Fig. 3 einen Querschnitt darstellt, sind aussen und innen mit einem dichten Haarfilz bedeckt. Aussen überwiegen die mehr steifen und verholzten Sternhaare, innen die weichen und filzigen. Im Innern der Becher sitzen dicht nebeneinander die Perldrüsen in verschiedenen Stadien der Entwickelung. Diese, Fig. 4, sind aus mehreren Etagen übereinander stehender Zellen aufgebaut mit breiter, doch schwacher Basis, welche den Ameisen erlaubt, ohne Anwendung grösserer Kraft dieselbe abzureissen; sie laufen an der Spitze in zwei nebeneinander liegende Zellen aus. Die Körperchen erreichen eine Länge von nur 0,3 mm bei etwas kleinerer Breite, sind also die kleinsten unter den bis jetzt bekannten „food bodies". An der Aussenseite des Bechers, wie

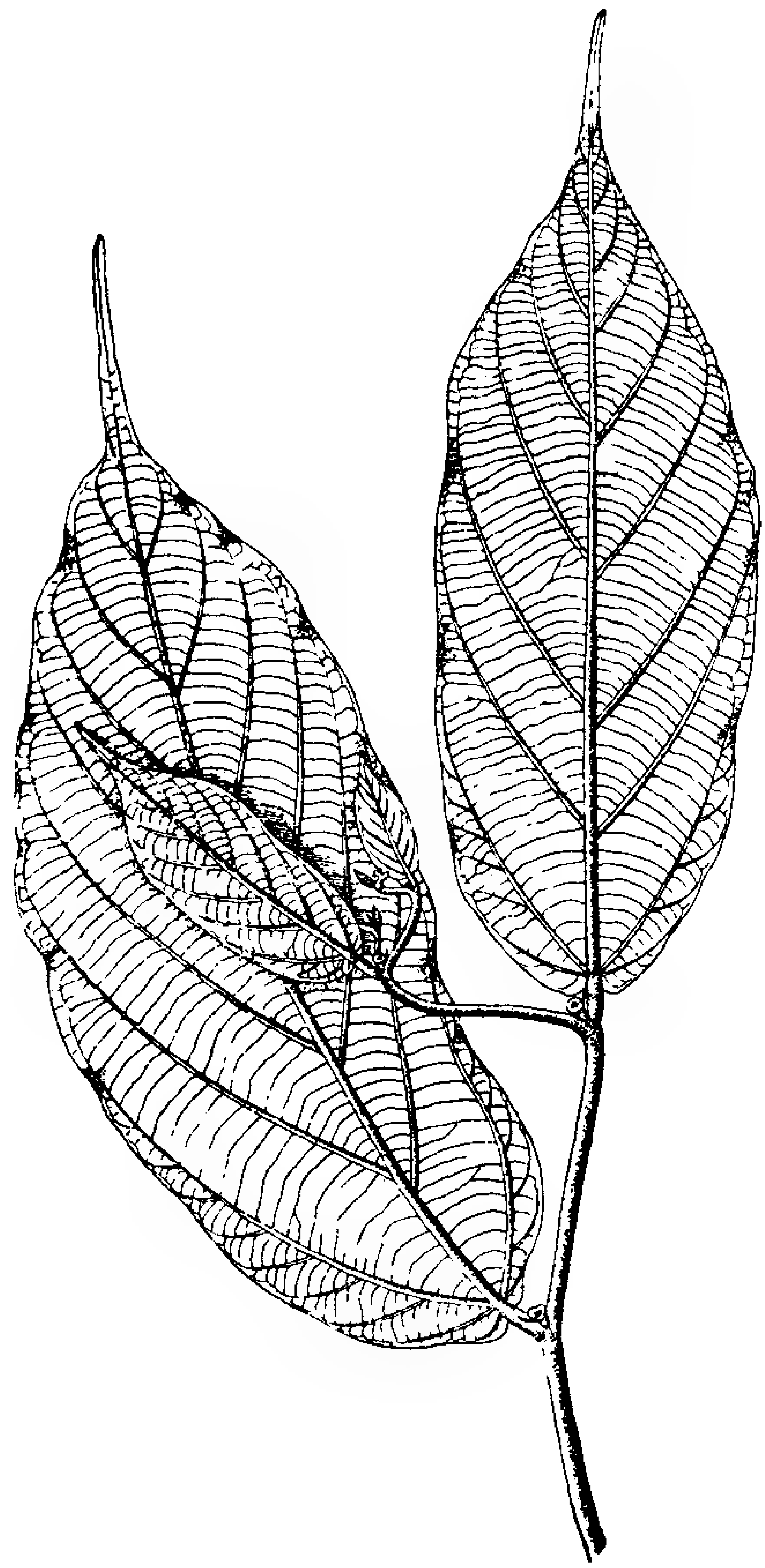


Fig. 1. Pterospermum javanicum. Eine Zweigspitze v. u. gesehen. ($^1/_2$ nat. Gr.)

auch auf dem schwanzartigen Fortsatz des Becherrandes, fehlen sie gänzlich.

Der Becher bildet sich aus einer Nebenblattanlage, die, in jungen Stadien, der gegenüberstehenden eines pfriemenförmigen Nebenblattes ganz ähnlich und pfriemenförmig ist. Erst nachträglich fängt der basale Theil des Nebenblattes an, an den beiden Seitenrändern in die Breite, zugleich aber die Basis der morphologischen Hinterseite wallartig zu wachsen und bildet so einen conischen Becher, während der apicale Theil des Nebenblattes an diesem Wachstum unbetheiligt bleibt und an dem fertigen Becher zu dem schwanzartigen Fortsatz wird.

Die Lebensdauer der Nebenblätter des Pterospermum javanicum ist sehr beschränkt. Gewöhnlich fallen sie schon an dem dritten oder vierten ganz erwachsenen Blatt ab, doch eilen dieselben in ihrer Entwickelung derjenigen der zugehörenden Blätter voran, indem an der Basis der noch ganz kleinen, jungen Blätter, fertige Ameisenbecher vorhanden sind.

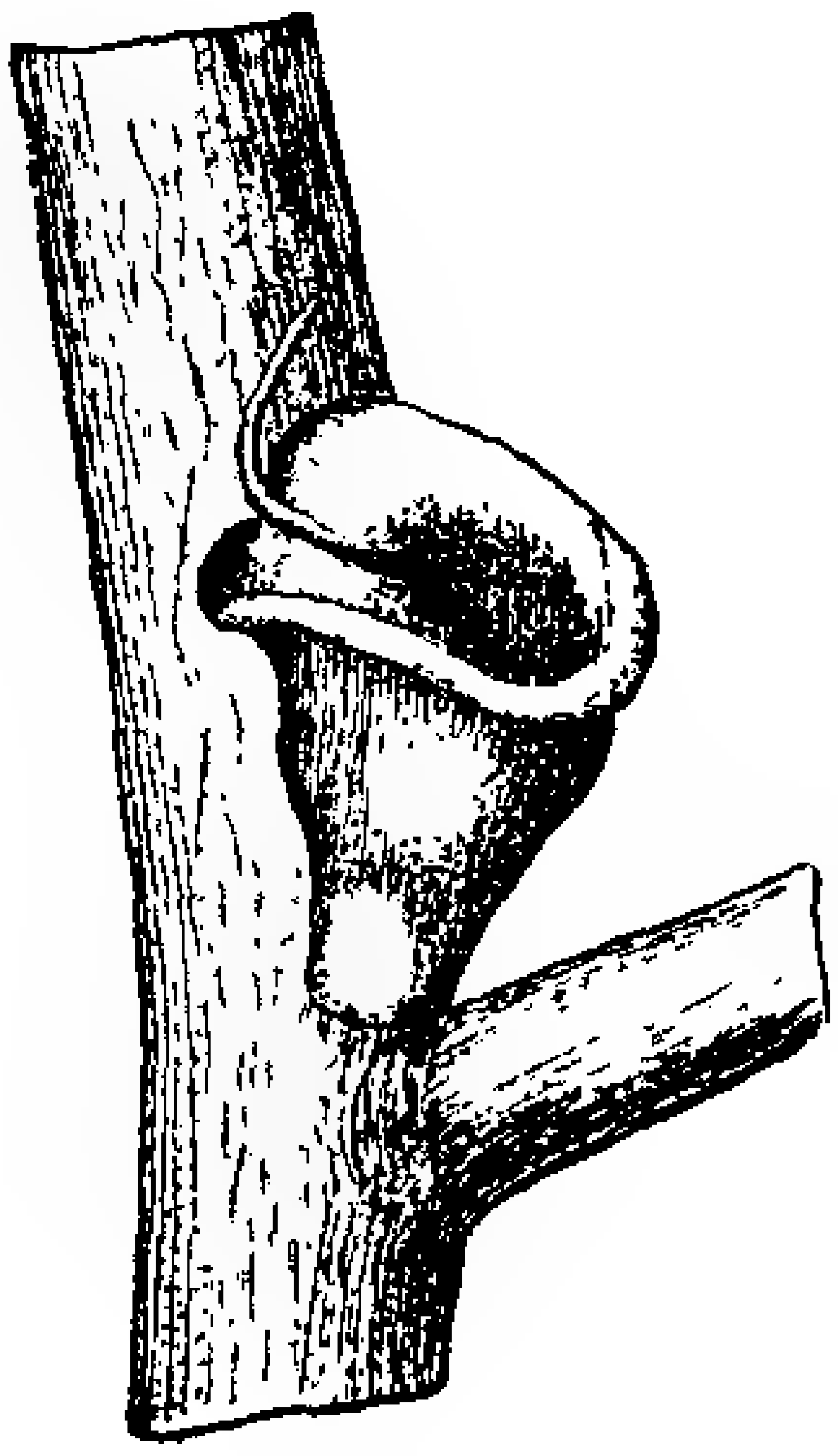


Fig. 2. Pterospermum javanicum; ein Nebenblatt der Zweigunterseite. (3/1.)

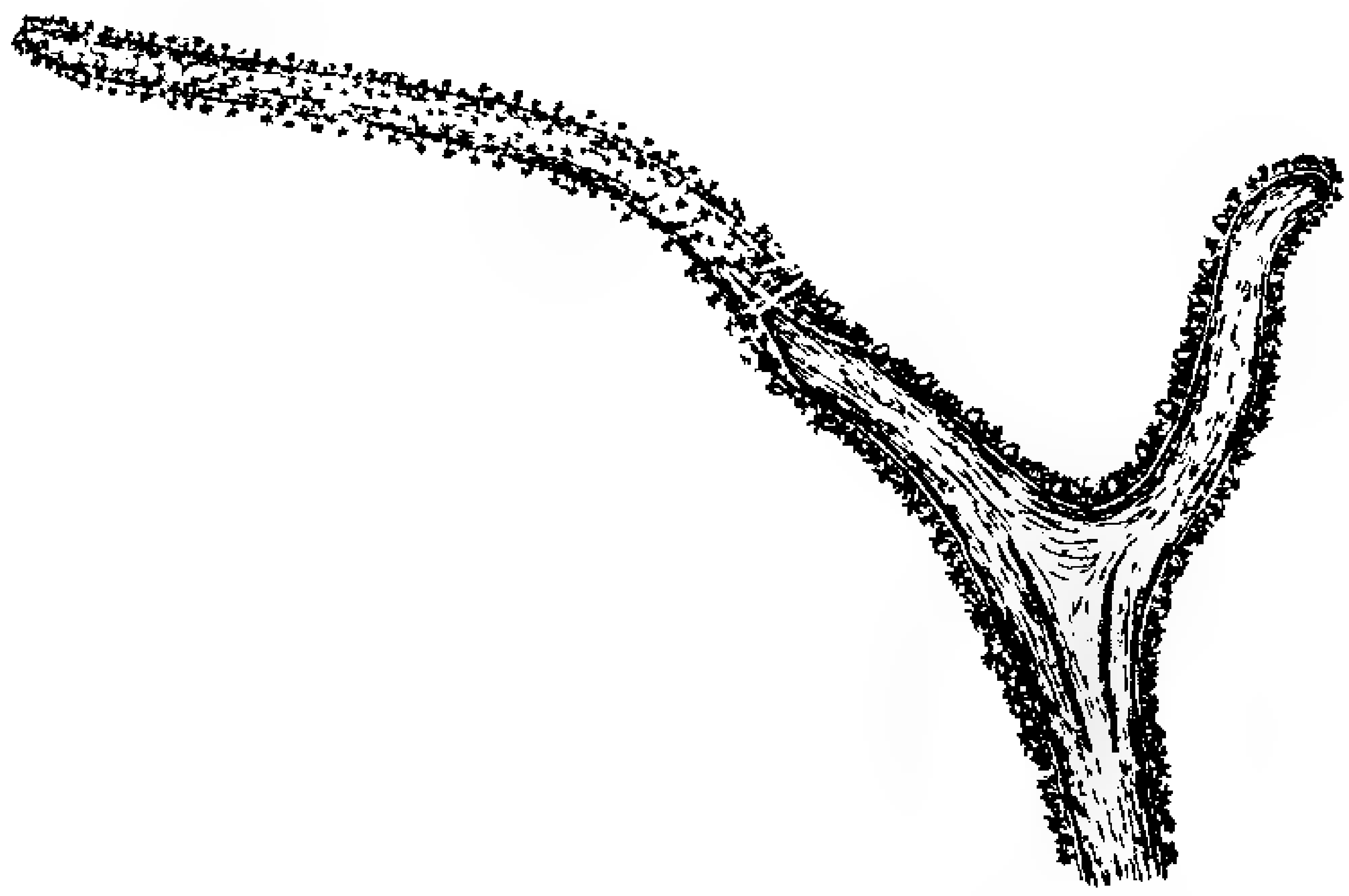


Fig 3. Pterospermum javanicum; ein Längsschnitt durch den Becher.

Was die Inhaltsstoffe der Perldrüsen des Pterospermum anbelangt, so geben dieselben ähnliche mikrochemische Reactionen, wie diejenigen der Leeaarten (Flora 1898) und die unten beschriebenen der Gnetumarten, welche in der Zelle fettartige Körper, Eiweissstoffe und Polysaccharide aufweisen, wenn auch alle in kleinen Mengen. Für die Perldrüsen des Pterospermum ist dagegen charakteristisch eine schwach rothe Reaction mit Vanillin und Salzsäure, welche, und zwar sehr intensiv, die Gerbstoffbehälter der Pflanze zeigen, und die von einem Phloroglucosid herrührt.

An den Spitzen der Seitenäste des Pterospermum javanicum habe ich sowohl in Buitenzorg, wie bei Lebaksioe bei Tegal am Fusse des Vulkanes Slamat fast immer schwarze Ameisen in auffallender Menge gesehen. Zum Theil sind Blattläuse die Anlockungsmittel der Ameisen; an vielen Aesten fehlen dieselben, doch auch dann sind die Ameisen an der Unterseite der Spitzen der Triebe angesammelt. Bei näherer Betrachtung bemerken wir bald, dass dieselben während ihrer Wanderungen immer zu den Bechern kommen, in dieselben mit dem Vordertheile des Körpers hineinkriechen und die kleinen Perldrüsen aus der Filzhülle herausreissen.

Schneiden wir die jungen Triebe des Pterospermum ab und besichtigen dieselben zu Hause, dann verlassen nur wenige der Ameisen ihren Aufenthaltsort, die meisten bleiben dagegen, ohne eine Beunruhigung zu verrathen, an den Aesten, hin und her laufend, besuchen dabei die Becher ebenso wie in freier Natur, lassen sich auch mit einer Lupe dabei gut beobachten. In dieser Hinsicht liefert Pterospermum ein gutes Demonstrationsmaterial einer myrmecophilen Pflanze.

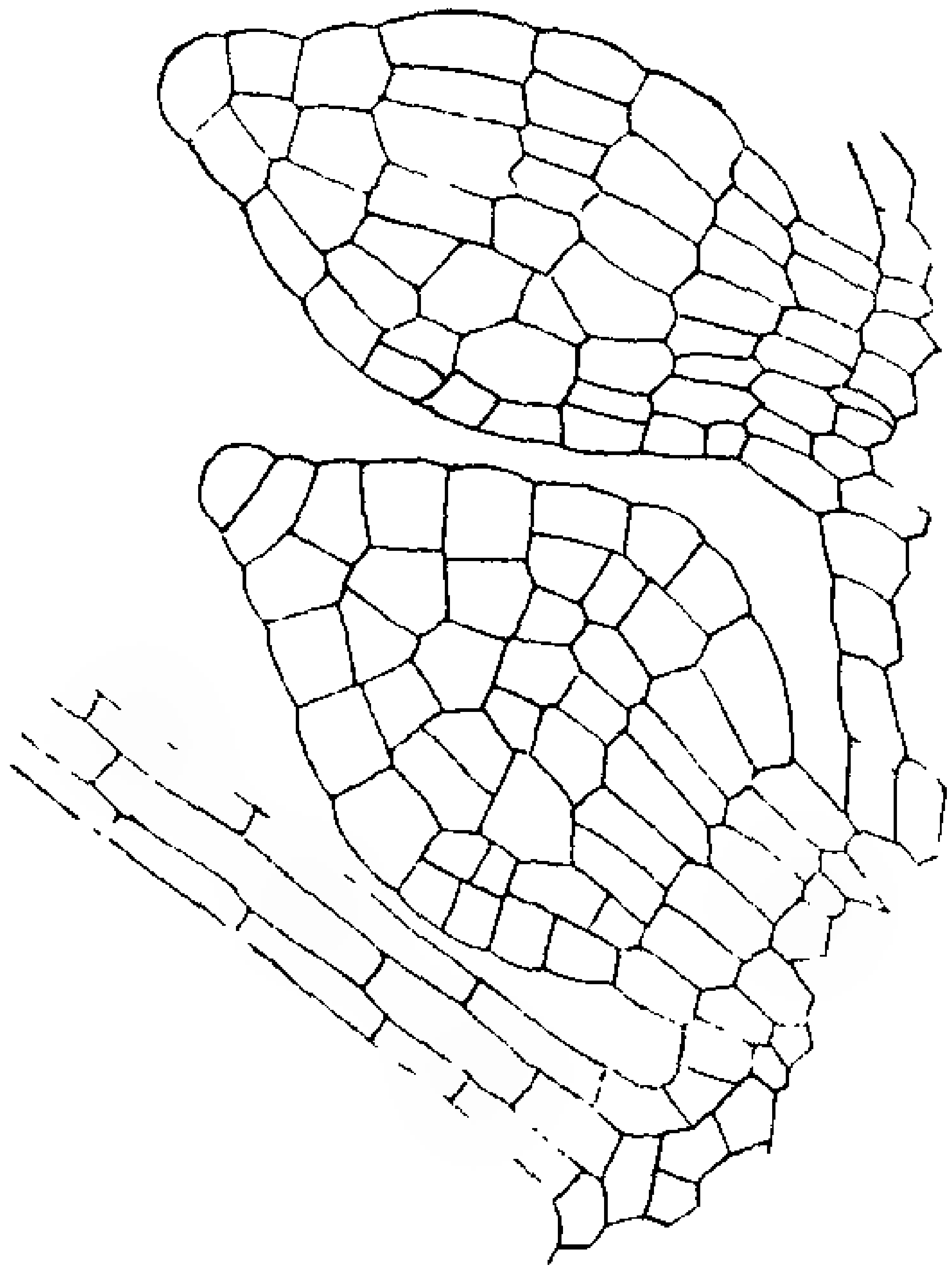


Fig. 4. Pterospermum javanicum; die Perldrüsen in dem Innern der Becherchen.

Es sind in dem botanischen Garten in Buitenzorg noch einige andere Pterospermumarten angepflanzt, z. B. P. suberifolium Lam., Heyneanum Walp., lanceaefolium Rxb., an welchen, wenn sie auch in unmittelbarer Nähe des P. javanicum wachsen, keine Ameisenansammlungen an den Zweigspitzen anzutreffen sind. Diese besitzen jedoch keine Becher mit den Perldrüsen als Anlockungsmittel, ihre Nebenblätter sind bald lanzettlich, bald breit, bald fiedertheilig. Diese Mannigfaltigkeit der Nebenblattgestalten bei den verwandten Arten, ein Ausdruck des Variationsvermögens im Bereiche der Gattung, erklärt die Möglichkeit der so weitgehenden Umbildung des unteren Nebenblattes bei Pterospermum javanicum.

Was für eine Rolle die Ameisen in der Oekonomie des Pterospermum spielen, ist schwer festzustellen. Von einem schädlichen Einfluss derselben ist nichts zu merken, ebensowenig konnte ich in Ermangelung der Beweise einen günstigen feststellen. Es liegt zwar nahe, die Rolle der Ameisen als einer die Raupen vertilgenden Schutztruppe zu betrachten, ich habe thatsächlich nie Raupenfrass an den jungen Blättern des Pterospermum bemerkt, aber auch nie kriegerische Thaten dieser Ameisen bewundern können. Sichergestellt bleibt nur die Thatsache, dass die Ameisen auf Java die mit Bechern besetzten Zweigspitzen fast immer bewohnen, die Perldrüsen regelmässig abreissen, und dass dabei ebenso bei Pterospermum javanicum, wie bei Leeaarten (Flora 1898), die Ameisen regelmässig an bestimmten Stellen sich in grösserer Anzahl aufhalten, zum Theil ruhig verharren und nicht, wie bei den meisten Pflanzen, nur gelegentliche Streifzüge machen oder bloss die Blattläuse aufsuchen.

Verschieden gebaute Perldrüsen sind noch bei manchen anderen Pflanzen der Tropen vorhanden, manche stehen sicher in keiner Beziehung zur Myrmecophilie, bei anderen ist die Antwort auf solche Frage unsicher. Interessant sind in dieser Beziehung die windenden Gnetumarten.

Mit Ausnahme des Gnetum Gnemon L., eines schönen, aber brüchigen Baumes, sind alle anderen javanischen Arten der Gattung Lianen und zwar grosse holzige Windepflanzen. Nur die schlingenden Gnetumarten produciren die Perldrüsen und zwar alle Arten, welche in Buitenzorg in Cultur sind, obwohl nicht alle in gleicher Menge. Die windenden Gnetumarten haben dimorphe Triebe und Blätter, nämlich sehr lange, windende Triebe mit Schuppenblättern, welche nutiren und ausserdem mit Hilfe einer Krümmungszone oberhalb jedes Blattpaares sich emporrichten können, und Assimilationsblätter tragende Kurztriebe. Nur die jungen apicalen Theile der Langtriebe bilden die Perldrüsen, nur sehr vereinzelt treten dieselben an den Kurztrieben auf.

Die Perldrüsen sind nicht immer leicht zu sehen, im Gegentheil, man kann Hunderte der jungen Langtriebe in einer warmen Nachmittagsstunde untersuchen, ohne solche an der dunkelgrünen, glänzenden und glatten Oberfläche der Internodien zu bemerken. Untersuchen wir dagegen stark wachsende Sprosse sehr früh morgens oder bald nach einem länger andauernden Regen, dann treffen wir sicher hie und da zerstreute, rein weisse, kugelige Körperchen an der Oberfläche der Internodien, besonders aber an den Knoten und Schuppenblättern. Bei glücklichem Zufall entdecken wir sogar Geisseln, die in der Länge eines halben Meters unterhalb der Spitze mit den weissen Körperchen bedeckt sind. Solche Schauexemplare kann man aber immer bekommen, indem man die Gipfelstücke der Langtriebe 1—3 Tage lang im Zimmer unter einer Glasglocke im Wasser hält. Immer wachsen neue und neue Körperchen von der Stammoberfläche empor und bedecken diese nach einigen Tagen so dicht, wie es die beigefügte Fig. 5 illustrirt.

Diese Perldrüsen entstehen aus einigen Epidermiszellen durch wiederholte senkrechte Theilungen der Oberfläche derselben. Die jungen Zellen wachsen stark in die Höhe, die unteren theilen sich noch durch Querwände in einige Etagen, alle bleiben jedoch fast gleich gross, ohne eine bedeutende Grössendifferenz der inneren und äusseren zu zeigen.

Ausgewachsene sind bis 0,5 mm gross, weiss, sehr dünnwandig, mit stark convexen äusseren Zellen. Fig. 6 zeigt eine Perldrüse im Längsschnitt. Die Gebilde sitzen also mit breiter Basis an der Oberfläche, sind jedoch sehr leicht abzureissen, nach der Reife fallen sie jedoch nicht ab, sondern verschrumpfen.

Die chemische Zusammensetzung der Zellen der Perldrüsen ändert sich mit dem Alter derselben. Die Zellen junger Körperchen sind voll mit Stärkekörnern erfüllt; nach Zusatz von Jod in Jodkalilösung färben sie sich fast schwarz. Mehrere Stunden alte, welche durch die Streckung die definitive Grösse schon erreicht haben, geben mit Jod nur eine rothbraune Reaction des Amylodextrins; zugleich aber erscheinen in den Zellen fortwährend grösser werdende, runde, den Fettkugeln ähnliche Tröpfchen, die mit Osmiumsäure eine braunschwarze Farbe annehmen, im Wasser und Alkohol unlöslich, in Chloroform löslich sind. Ganz ausgereifte Körperchen besitzen keine Stärke mehr, geben auch nicht die Reaction des Amylodextrins, auch keine Reaction mit der Fehling'schen Lösung auf die reducirenden Zuckerarten. Die letzte Reaction kann man jedoch nach vorheriger Inversion mit 1 % HCl bei 80° bekommen. Die Reaction mit der gesättigten Resorcinlösung in Glycerin und Salzsäure (die beste Reaction der Lävulose und der dieselbe enthaltende Polysaccharide) ist nur schwach violett; mit Phloroglucin, nach dem Erwärmen mit Salzsäure und Zusatz von Anilin, tritt eine schwache, rothe Pentosanenreaction ein. Vanillin mit Schwefelsäure, sowie die Millon'sche Lösung geben eine Eiweissreaction.

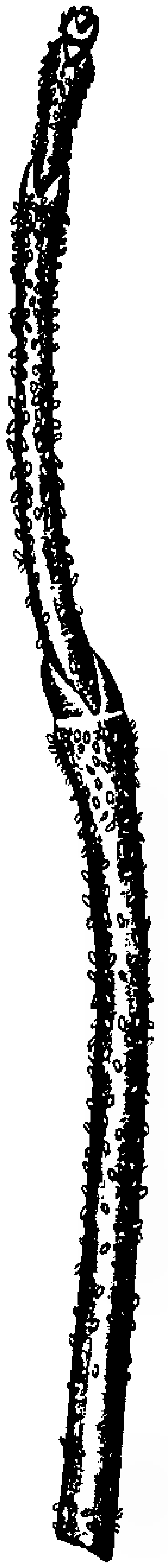


Fig. 5. Gnetum neglectum; eine Zweigspitze mit den Perldrüsen bedeckt.

Obwohl diese Körperchen reichlich im Freien auftreten, konnte ich doch, weder an den in dem Garten von Buitenzorg, noch an den wild im Urwald des Vulkanes Salak wachsenden Gnetumarten bemerken, dass dieselben an der Pflanze durch die Ameisen abgerissen werden, oder dass sie eine Anhäufung der Ameisen an den wachsenden Sprossen bewirken. Auf den Gnetumsprossen waren die Ameisen nicht häufiger anzutreffen als an den anderen Pflanzen der Umgebung.

Dagegen machte ich folgenden Versuch. Einige Spitzen der Langtriebe von Gnetum, welche im Wasser in dem Laboratorium gehalten fast ganz mit den Perldrüsen bedeckt waren, habe ich an die Aeste der Humboldtia laurifolia, eines Baumes, auf dem viele schwarze Ameisen in Wanderung begriffen waren, gelegt. Anfangs schenkten die Ameisen den Gnetumästen keine Aufmerksamkeit, nach einigen Minuten kam eine forschende Ameise näher und hat eines der Körperchen abgerissen; schnell kamen jetzt viele Ameisen herbei und in wenigen Minuten waren die Gnetumäste der Perldrüsen ganz beraubt.

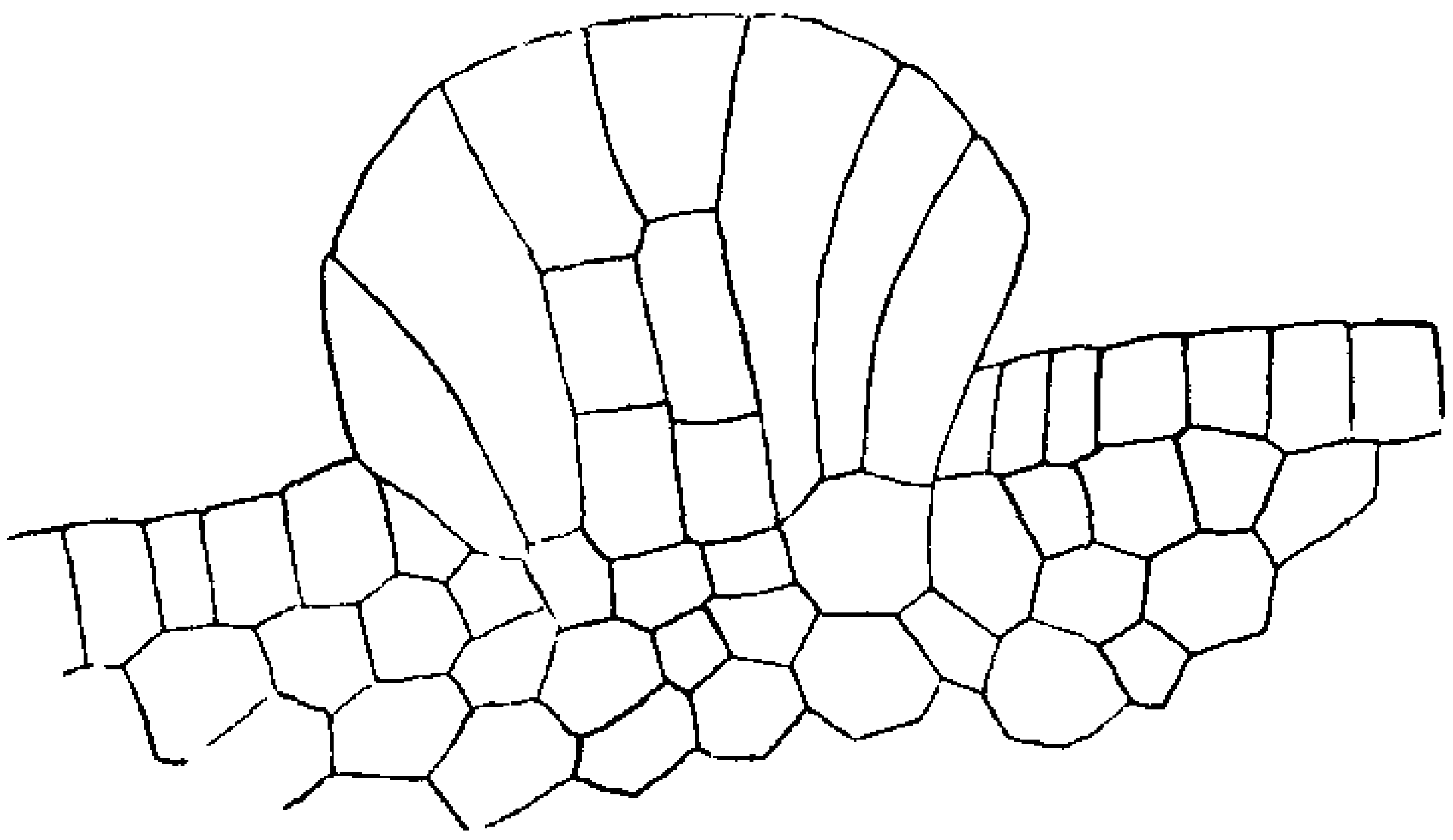


Fig. 6. Eine junge Perldrüse des Gnetum.

Obwohl ich also an den Gnetumpflanzen selbst keine Anlockung der Ameisen durch die Perldrüsen sehen konnte, ist dieselbe jedoch unter anderen Umständen vielleicht in anderer Gegend doch nicht unmöglich. Es sind ja eben zahlreiche Lianen, welche die Ameisen an die Gipfeltriebe ihrer Langstiele durch die Nectarien anlocken, z. B. viele Apocyneen, Passifloreen, Acanthaceen, Malpighiaceen, Smilax, Capparis und Combretumarten.

Bei dem Vergleich der Perldrüsen verschiedener Pflanzen, welche die Ameisen als Nahrung aufsuchen und abreissen, sind am höchsten diejenigen der Acacia sphaerocephala entwickelt, welche von einem Gefässbündel durchzogen sind. Die grössten sind diejenigen der Cecropiaarten, welche ebenso, wie die kleineren der Leeaarten von flachen, tafelförmigen Epidermiszellen bedeckt sind. Bei Pterospermum sind die Epidermiszellen grösser, weniger differenzirt, während bei Gnetum die Epidermiszellen noch grösser, dabei die Körperchen durch fächerförmig angeordnete Zellen und den Mangel eines Stieles charakterisirt sind.

Das gemeinsame aller dieser Perldrüsen liegt nicht nur in der Gestalt, dem Inhalt, sondern auch in der Zeit des Erscheinens. Alle bilden sich an jungen, noch wachsenden Organen und erreichen ihre Reife früher als die zugehörigen Blätter oder Sprosse.

Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen.

Von

W. Arnoldi.

(Hierzu Tafel I, II u. III.)

III.[1])

Embryogenie von Cephalotaxus Fortunei.

Die hervorragenden und bedeutenden Beobachtungen der japanischen und amerikanischen Gelehrten über die Befruchtungsvorgänge bei den ältesten Gymnospermen zogen wieder die allgemeine Aufmerksamkeit der Forscher auf diese Pflanzengruppe, von welcher Strasburger schon im Jahre 1884 schrieb: „— Hier liegen jetzt, wie ich meine, die wichtigsten morphologischen Thatsachen klar“. Dennoch war es nicht schwer, sich zu überzeugen, dass unsere Kenntniss der Entwickelungsgeschichte in der Gruppe der Gymnospermen noch grosse Lücken aufweist. Waren doch nur die gemeinsten und am meisten verbreiteten Vertreter der Abietineen und Cupressineen bezüglich ihrer Entwickelungsgeschichte etwas eingehender erforscht und es befanden sich auch diese entwickelungsgeschichtlichen Angaben nicht auf der Höhe der modernen histologischen Forschungen. Ebenso bleibt eine ganze Reihe wichtiger Coniferengattungen entweder ganz unbekannt, oder nur äusserlich untersucht, so dass selbst die wichtigsten morphologischen Thatsachen für viele Gymnospermengattungen noch unklar verbleiben. Unter den verschiedenen Ursachen für diese lückenhafte und unvollkommene Kenntnis der Gymnospermen ist wohl die hauptsächlichste Schwierigkeit, das für die Untersuchung geeignete Material zusammen zu bringen. Unter diesen Umständen sahen sich die Gelehrten zur Wiedererforschung des Befruchtungsvorganges bei unseren überall verbreiteten Coniferen gezwungen und zwar haben Dixon, Blackmann und Chamberlain den Befruchtungsvorgang bei der Gattung Pinus neuerlich untersucht, während Jaeger die Entwickelungsgeschichte von Taxus baccata studirte. Karsten und Lotsy, welche die glückliche Gelegenheit die Tropen zu besuchen hatten, haben uns wichtige und bedeutungsvolle Beobachtungen über Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Gattung Gnetum mitgetheilt.

Als ich meine Coniferenstudien begann, beabsichtigte ich, sie womöglich auf die bis jetzt entwickelungsgeschichtlich unbekannten

---

1) I. u. II. s. Bulletin de Soc. Im. d. Natur. de Moscou 1899 NN I et II.

In Heft I Seite 47 ist aus Versehen des Setzers die 1. Zeile oben verhoben worden. Wir bitten daher das ganze Blatt auszuschneiden und dafür das anliegende, richtig gedruckte einzukleben.

Gattungen auszudehnen. So dienten meine Untersuchungen über Sequoia sempervirens zur Aufstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Coniferen und den Gnetaceen.

Die gegenwärtige Arbeit über Embryogenie von Cephalotaxus bringt einige neue Thatsachen zur Frage der verwandtschaftlichen Beziehung der Gymnospermen einerseits und erweitert andererseits unsere Kenntniss über den Archegonienbau und Befruchtungsvorgang in der Gymnospermengruppe.

Die Arbeit wurde im Pflanzenphysiologischen Institut zu München gemacht. An dieser Stelle möchte ich mir erlauben, Herrn Professor Dr. Goebel für seine stets liebenswürdige Theilnahme meinen Dank zu sagen. Ebenso bin ich Collegen Dunzinger für seine Hilfe bei der Redaction des deutschen Textes zu herzlichem Dank verpflichtet.

Die Gattung Cephalotaxus mit einer Art C. Fortunei und einigen Varietäten wird von den Systematikern in die Familie der Taxaceen eingereiht. Hier nimmt sie eine Zwischenstelle zwischen Phyllocladus und Gingko einerseits und Torreya und Taxus andererseits ein [1]. Die morphologischen und anatomischen Beschaffenheiten von Cephalotaxus zeigen seine nahe Verwandtschaft mit Taxus, während der Bau seiner Samenknospe die Pflanze in Beziehung zu den Gingkoaceen und Cycadoideen bringt. Es lag deshalb die Vermuthung nahe, dass Cephalotaxus in seiner Entwickelungsgeschichte die Charaktere von Taxus und anderen Coniferen einerseits und der ältesten Gymnospermen andererseits vereinigen würde.

In der That haben meine Untersuchungen diese Vermuthung bestätigt, wie ich in den drei Capiteln meiner Arbeit darthun werde. In dem ersten derselben soll der Bau der Archegonien und ihrer Theile geschildert werden. Der zweite ist der Darstellung des Pollenschlauchbaues, des Befruchtungsvorgangs und der Embryoentwickelung gewidmet, während im letzten Capitel die allgemeinen Ergebnisse dargestellt werden sollen.

I.

Die Archegonien werden bei allen Coniferen auf dieselbe Weise gebildet. Die peripherische Endospermzelle theilt sich durch eine Perikline in zwei Zellen, deren äussere später den Archegonienhals bildet, während die innere zur Eizelle sich umwandelt. Indem das

---

[1] Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, II, pag. 108 ff.

Archegonium wächst, erleiden die es unmittelbar umgebenden Endospermzellen einige Veränderungen, indem sie sich zur sogenannten Deckschicht umbilden. Nur die Archegonien von Welwitschia mirabilis[1]) und Sequoia sempervirens[2]) entbehren dieser Deckschicht. Bei der ersten Pflanze fehlen sie vollständig, bei der zweiten werden sie nur zum Theil gebildet.

Während die morphologische Beschaffenheit dieser Deckschichtzellen schon vor zwanzig Jahren durch Goroschankin's Untersuchungen[3]) bekannt geworden war, ist die physiologische Bedeutung derselben für die Eizelle erst in der letzten Zeit durch die Bemühungen der japanischen Forscher klar gelegt worden. Nach Angaben Goroschankin's zeichnen sich diese Zellen durch grosse und chromatinreiche Kerne, durch den dicken Protoplasmagehalt und die Abwesenheit der Stärke im Protoplasma aus. Bei den Cycadoideen und Abietineen ist eine offene Verbindung zwischen den Eizell- und Deckschichtzellprotoplasten vorhanden. Diese Verbindung findet durch siebröhrenähnliche Poren in den trennenden Membranen statt.

An diese Angaben Goroschankin's schliessen sich unmittelbar diejenigen Hirasé's für die Deckschichtzellen von Gingko und die Ikeno's für Cycas an. Hirasé[4]) war der erste, welcher sich mit den Veränderungen beschäftigte, welche in den Deckschichtzellen von Gingko während der Archegoniumbildung und Embryoentwickelung sich abspielen. Im Protoplasma der jungen Deckschichtzellen fand Hirasé kleine Körnchen, welche der Zellwand dicht anliegen, die die Eizell- und Deckschichtzellprotoplasten scheidet. Ebensolche Körnchen fand er auf einem späteren Stadium auch im Eizellprotoplasma. Nach allen Reactionen waren diese Körnchen mit den Kernkörperchen der Deckschichtzellen identisch. Ausserdem besassen die Kerne der jungen Deckschichtzellen je zwei Kernkörperchen, während in den älteren Deckschichtzellen zur Zeit, als in der Eizelle der

---

1) Strasburger, Die Coniferen und die Gnetaceen 1872.

2) Arnoldi, Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen . . . II. Ueber die Corpuskeln und Pollenschläuche bei Sequoia sempervirens.
Bulletin de la Société de Naturalistes de Moscou. 1899.

3) Goroschankin, Ueber die Corpuscula und Befruchtungsvorgang bei den Gymnospermen. Moskau 1880 (russisch). Wissenschaftl. Schriften der Moskauer Universität.
Derselbe. Zur Kenntniss der Corpuscula bei den Gymnospermen. Bot. Ztg. 1883 Bd. 41.

4) Hirasé, Etudes sur la fécondation et l'embryogénie du Gingko biloba. The Journal of the College of Science, Tokyo, Japan, 1895.

bildet, während die innere zur Eizelle sich umwandelt. Indem das Gattungen auszudehnen. So dienten meine Untersuchungen über Sequoia sempervirens zur Aufstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Coniferen und den Gnetaceen.

Die gegenwärtige Arbeit über Embryogenie von Cephalotaxus bringt einige neue Thatsachen zur Frage der verwandtschaftlichen Beziehung der Gymnospermen einerseits und erweitert andererseits unsere Kenntniss über den Archegonienbau und Befruchtungsvorgang in der Gymnospermengruppe.

Die Arbeit wurde im Pflanzenphysiologischen Institut zu München gemacht. An dieser Stelle möchte ich mir erlauben, Herrn Professor Dr. Goebel für seine stets liebenswürdige Theilnahme meinen Dank zu sagen. Ebenso bin ich Collegen Dunzinger für seine Hilfe bei der Redaction des deutschen Textes zu herzlichem Dank verpflichtet.

Die Gattung Cephalotaxus mit einer Art C. Fortunei und einigen Varietäten wird von den Systematikern in die Familie der Taxaceen eingereiht. Hier nimmt sie eine Zwischenstelle zwischen Phyllocladus und Gingko einerseits und Torreya und Taxus andererseits ein [1]. Die morphologischen und anatomischen Beschaffenheiten von Cephalotaxus zeigen seine nahe Verwandtschaft mit Taxus, während der Bau seiner Samenknospe die Pflanze in Beziehung zu den Gingkoaceen und Cycadoideen bringt. Es lag deshalb die Vermuthung nahe, dass Cephalotaxus in seiner Entwickelungsgeschichte die Charaktere von Taxus und anderen Coniferen einerseits und der ältesten Gymnospermen andererseits vereinigen würde.

In der That haben meine Untersuchungen diese Vermuthung bestätigt, wie ich in den drei Capiteln meiner Arbeit darthun werde. In dem ersten derselben soll der Bau der Archegonien und ihrer Theile geschildert werden. Der zweite ist der Darstellung des Pollenschlauchbaues, des Befruchtungsvorgangs und der Embryoentwickelung gewidmet, während im letzten Capitel die allgemeinen Ergebnisse dargestellt werden sollen.

I.

Die Archegonien werden bei allen Coniferen auf dieselbe Weise gebildet. Die peripherische Endospermzelle theilt sich durch eine Perikline in zwei Zellen, deren äussere später den Archegonienhals

---

[1] Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, II, pag. 108ff.

Archegonium wächst, erleiden die es unmittelbar umgebenden Endospermzellen einige Veränderungen, indem sie sich zur sogenannten Deckschicht umbilden. Nur die Archegonien von Welwitschia mirabilis [1]) und Sequoia sempervirens [2]) entbehren dieser Deckschicht. Bei der ersten Pflanze fehlen sie vollständig, bei der zweiten werden sie nur zum Theil gebildet.

Während die morphologische Beschaffenheit dieser Deckschichtzellen schon vor zwanzig Jahren durch Goroschankin's Untersuchungen [3]) bekannt geworden war, ist die physiologische Bedeutung derselben für die Eizelle erst in der letzten Zeit durch die Bemühungen der japanischen Forscher klar gelegt worden. Nach Angaben Goroschankin's zeichnen sich diese Zellen durch grosse und chromatinreiche Kerne, durch den dicken Protoplasmagehalt und die Abwesenheit der Stärke im Protoplasma aus. Bei den Cycadoideen und Abietineen ist eine offene Verbindung zwischen den Eizell- und Deckschichtzellprotoplasten vorhanden. Diese Verbindung findet durch siebröhrenähnliche Poren in den trennenden Membranen statt.

An diese Angaben Goroschankin's schliessen sich unmittelbar diejenigen Hirasé's für die Deckschichtzellen von Gingko und die Ikeno's für Cycas an. Hirasé [4]) war der erste, welcher sich mit den Veränderungen beschäftigte, welche in den Deckschichtzellen von Gingko während der Archegoniumbildung und Embryoentwickelung sich abspielen. Im Protoplasma der jungen Deckschichtzellen fand Hirasé kleine Körnchen, welche der Zellwand dicht anliegen, die die Eizell- und Deckschichtzellprotoplasten scheidet. Ebensolche Körnchen fand er auf einem späteren Stadium auch im Eizellprotoplasma. Nach allen Reactionen waren diese Körnchen mit den Kernkörperchen der Deckschichtzellen identisch. Ausserdem besassen die Kerne der jungen Deckschichtzellen je zwei Kernkörperchen, während in den älteren Deckschichtzellen zur Zeit, als in der Eizelle der

---

1) Strasburger, Die Coniferen und die Gnetaceen 1872.

2) Arnoldi, Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen . . . II. Ueber die Corpuskeln und Pollenschläuche bei Sequoia sempervirens.
Bulletin de la Société de Naturalistes de Moscou. 1899.

3) Goroschankin, Ueber die Corpuscula und Befruchtungsvorgang bei den Gymnospermen. Moskau 1880 (russisch). Wissenschaftl. Schriften der Moskauer Universität.
Derselbe. Zur Kenntniss der Corpuscula bei den Gymnospermen. Bot. Ztg. 1883 Bd. 41.

4) Hirasé, Etudes sur la fécondation et l'embryogénie du Gingko biloba. The Journal of the College of Science, Tokyo, Japan, 1895.

Embryo schon ziemlich entwickelt war, die Kerne nur einen Nucleolus hatten.

Diese Thatsache veranlasste Hirasé zu der Annahme, dass aus den Kernen der Deckschichtzellen die kleinen Körnchen entstehen. Die Durchlöcherung der Membran der Eizelle von Gingko und die Lage dieser Körnchen beiderseits der Membran förderten in Hirasé die Meinung, dass die Körnchen aus den Deckschichtzellen in die Eizelle eindringen [1]).

Daraus folgt die natürliche Erklärung der physiologischen Bedeutung der Deckschichtzellen als Entstehungsort des Nährmaterials für die Eizelle.

Bald nach dieser Arbeit Hirasé's hat ein anderer japanischer Gelehrter, Ikeno, in seiner hervorragenden Arbeit über Cycas revoluta [2]) die Beschaffenheit der Deckschichtzellen bei dieser Pflanze beschrieben. Im Allgemeinen stimmen die Angaben der beiden japanischen Gelehrten bezüglich des Baues und der Function der Deckschichtzellen bei Gingko und Cycas überein. Es war Ikeno sogar gelungen, die Körnchen während des Uebergangs durch die Eizellmembran von Cycas zu beobachten. Es sind aber einige Unterschiede zwischen den Angaben der beiden Autoren vorhanden. So konnte Ikeno in den Deckschichtzellen von Cycas immer nur ein Kernkörperchen beobachten. Ebenso gelang es ihm, einige Verschiedenheiten zwischen den Kernkörperchen und Körnchen zu constatiren [3]).

Während alle diese Veränderungen in den Deckschichtzellen vor sich gehen, wächst und verändert sich auch das Archegonium: sein vacuolenreiches Protoplasma verliert allmählich die Vacuolen, wird immer dicker, während sein Kern sich theilt, womit zugleich die Bauchkanalzelle gebildet wird.

Da dieser Entwickelungsgang bei den meisten Coniferen gleich ist, übergehe ich denselben und werde sogleich zur Besprechung der Archegonienbildung von Cephalotaxus mich wenden.

---

[1]) Hirasé, l. c. pag. 317 ff.

Ausser diesen Körnchen, welche in den Deckschichtzellen sich bilden, hat Hirasé eine andere Art der Körnchen beschrieben, welche aus dem Eizellkern ihren Ursprung nehmen.

[2]) Ikeno, Untersuchungen über die Entwickelung der Geschlechtsorgane und der Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik XXXII. Bd. 1898.

[3]) „Die beste Untersuchungsmethode besteht darin, dass man . . . Schnitte . . . mit 0,2% Säurefuchsin . . . dann mit 0,2% Methylenblau färbt . . . indem die Granulationen sich roth und die Nucleolen blau färben. Ikeno, l. c. p. 565.

Die Entwickelungsgeschichte von Cephalotaxus ist bis jetzt noch nicht vollständig untersucht worden. Die einzigen Angaben, welche über diesen Gegenstand gemacht wurden, finden wir bei Strasburger[1]), welcher seine Betrachtungen an schon ziemlich weit in der Entwickelung vorgeschrittenen Embryonen machte. Auf seine Angaben werde ich bei der Besprechung der Embryoentwickelung zurückkommen.

Die Samenknospe von Cephalotaxus Fortunei bedarf zu ihrer Reife zwei Jahre. Im ersten Jahre werden der Nucellus und das Integument angelegt und findet die Bestäubung statt. Im Frühjahre des zweiten Jahres werden Archesporium und Embryosack angelegt, worauf im Monat Mai die Endospermentwickelung stattfindet.

Nachdem in den letzten Tagen des Mai die Archegonien angelegt werden, findet Mitte Juni die Befruchtung statt. Im Verhältniss zu dem langsam vor sich gehenden Befruchtungsvorgang findet die Embryoentwickelung sehr rasch statt, so dass wir im August bereits einen vollkommen ausgebildeten Embryo vorfinden, während zu gleicher Zeit der untere Theil des Integumentes sich verhärtet hat.

Alle diese Verhältnisse sind für Pflanzen aus Mitteleuropa und Südrussland (der Krim) giltig. Das mir zur Verfügung stehende Material war hauptsächlich in dem Kais. Botanischen Garten in Nikita (Südufer der Krim) gesammelt worden. Auch benützte ich Samenknospen, welche in den botanischen Gärten von Palermo, Florenz und im städtischen Garten von Bozen (Südtirol) gesammelt waren.

Es sei mir hier gestattet, der Direction des Kaiserlichen Gartens in Nikita, so auch den Herren Professoren Borzi und Mattirolo meinen besten Dank auszusprechen für die Ueberlassung des nöthigen Materiales.

Die Archegonien von Cephalotaxus bilden sich aus den peripherischen Zellen des Endosperms, welches zu dieser Zeit noch nicht vollständig ausgebildet ist. Die Fig. 1 zeigt uns die einzelligen Archegonien, welche in dem oberen Theile des Endosperms liegen. Wie aus dieser Figur zu sehen ist, zeigt das unten liegende Endosperm noch die Alveolenbildung[2]). Das einzellige Archegonium theilt sich durch eine Perikline in eine Halsmutterzelle und eine Eizelle. Dann fängt dieses Archegonium an zu wachsen und zeigt in seiner Entwickelung alle Veränderungen, welche für sämmtliche Coniferen charakteristisch sind und oben schon besprochen wurden. Zu gleicher Zeit verändern sich auch die das Archegonium umgebenden Endospermzellen und bilden die sogenannten Deckschichtzellen.

---

[1]) Strasburger, Die Angiospermen und die Gymnospermen 1879, pag. 149—150.

[2]) Es ist mir gelungen, die jungen noch sich bildenden Alveolen zu beobachten. Ich konnte sehen, dass die fortwachsenden Enden immer offen, nicht mit Zellmembran versehen sind, was vollständig übereinstimmt mit den Angaben,

Auf sehr jungen Entwickelungsstadien zeigen diese Zellen ein vacuolreiches Protoplasma und einen chromatinreichen, mit einem runden Nucleolus versehenen Kern.

Auf etwas späteren Stadien verdickt sich das Zellprotoplasma und es beginnen in demselben eine Reihe von Veränderungen, welche an diejenigen in den Deckschichtzellen bei Gingko und Cycas erinnern. Diese Veränderungen beginnen damit, dass die änfänglich runde Gestalt des Nucleolus unregelmässig wird. Die Fig. 2 stellt dieses Stadium bei starker Vergrösserung dar. In sämmtlichen Deckschichtzellen nehmen die Nucleolen solche unregelmässige Formen an. Wenn wir jetzt ein späteres Stadium betrachten, so sehen wir, dass in allen Zellkernen ausser den grossen und unregelmässig gestalteten Kernkörperchen noch viele Körnchen vorhanden sind (Fig. 3). Wenn wir diese Kerne mit Jodgrün-Fuchsin nach Zimmermann behandeln, so färbt sich das Chromatin blau-violett, während die Kernkörperchen und eben diese Körnchen roth gefärbt werden. Wir sehen, dass die Kernkörperchen Auswüchse bilden, welche nach Form und Gestalt den Körnchen ganz ähnlich sind. Auf diesem Stadium sehen wir, dass die Nucleolen die Körnchen vielmal an Grösse übertreffen. Ein späteres Stadium zeigt, dass die Nucleolen und Körnchen fast gleiche Grösse haben (Fig. 4); und da nach ihrem Färbungsvermögen Nucleolen und Körnchen gleichartige Gebilde sind, so sieht ein Zellkern auf diesem Stadium aus, als habe er mehrere Nucleolen. Nach Ikeno's Angaben haben die Deckschichtzellkerne bei Cycas[1]) immer

---

welche Sokolowa für Cephalotaxus, Ikeno für Cycas machen und mit den Beobachtungen, welche ich selbst bei der Endospermbildung von Sequoia sempervirens gemacht habe. — Desto fragwürdiger scheinen mir die neuesten Angaben Jaegers für Taxus und seine Zeichnungen, auf welchen er die ganz jungen Stadien der Endospermentwickelung als geschlossene Zellen, aber nicht als offene Alveolen (im Sinne Sokolowa's) darstellt. Es scheint, dass ihm die Arbeit Sokolowa's ganz unbekannt geblieben ist, obgleich auf sie in der von ihm citirten Abhandlung Jaccard's hingewiesen wird.

1) Ikeno l. c.

je einen Nucleolus, während **Hirasé** für dieselben Kerne bei Gingko[1]) die Anwesenheit von zwei solchen bestätigt[2]).

Wenn wir die Deckschichtzellen zu der Zeit beobachten, zu welcher in der Eizelle schon der Embryo angelegt ist, zeigen sie immer nur einen ganz runden Nucleolus (Fig. 5).

Die Beobachtung aller dieser Veränderungen lässt wohl mit Recht die Annahme zu, dass die Körnchen aus dem Nucleolus entstehen. Dennoch muss auch die Möglichkeit ihrer Entstehung direct aus der Kernsubstanz zugegeben werden.

Auf den ersten Stadien der Entwickelung der Deckschichtzellen finden wir diese Körnchen nur innerhalb des Kernes. Auf etwas späteren Stadien finden wir sie jedoch auch im Protoplasma der Deckschichtzellen. Da die Körnchen im Kerne wie im Protoplasma in allen Beziehungen (in Grösse, Färbevermögen etc.) vollständig gleich sind, da sie zuerst im Kerne und erst später im Protoplasma zu beobachten sind, so können wir daraus wohl folgern, dass sie aus dem Kerne in das Protoplasma einwandern. Im Protoplasma der Deckschichtzellen werden sie in grosser Menge angehäuft, und gehen dann in die Eizelle über. Die Fig. 6, 6*a* zeigen die mit Körnchen erfüllten Zellen.

Bevor ich zur Beschreibung des Archegoniumwachsthums übergehe, will ich, um Unterbrechung zu vermeiden, das fernere Verhalten der Körnchen in der Eizelle besprechen.

Die Körnchen treten in der Eizelle zu einer Zeit auf, zu welcher das Protoplasma derselben noch reich an Vacuolen ist. Die Beobachtung des Ueberganges der Körnchen von den Deckschichtzellen in die Eizelle ist äusserst schwierig.

Bei Gingko und Cycas sind in der Eizellmembran, wie oben erwähnt, Poren vorhanden. Diese Poren erleichtern den Körnchen den Uebergang aus den Deckschichtzellen ins Ei. Während bei den Cycadeen, z. B. Cycas und Encephalartos diese Durchlöcherung bei der schwächsten Vergrösserung schon zu beobachten ist, zeigt die Eizell- und Deckschichtzellenmembran bei Cephalotaxus selbst bei den stärksten Vergrösserungen keine Löcher. Da wir aber zu beiden Seiten der Membran Körnchen gleicher Beschaffenheit wahrnehmen, müssen wir einen Uebergangsprozess annehmen. Welcher Art dieser Uebergangsproces ist, das entzieht sich der Beobachtung und es lässt

---

1) **Hirasé** l. c.

2) Ich konnte in Deckschichtzellkernen bei Ceratozamia mexicana auf dem entsprechenden Stadium auch viele Nucleolen beobachten, was die Fig. 4a zeigt.

sich nur eine Vermuthung aussprechen. Nimmt man an, dass wir *nicht Körnchen, sondern Tröpfchen* zähflüssiger Substanz vor uns haben, so findet der Uebergang durch eine Filtration eine einfache Erklärung. In der That scheint diese Annahme durch die Beobachtung bestätigt zu werden. Die Fig. 6 *a, b* zeigen uns an der Wand einer Eizelle anliegend Körnchen von halbsphäroidischer Gestalt, während die weiter ins Innere der Eizelle gedrungenen Körperchen wieder kugelig geworden sind. Sie zeigen also dasselbe Verhalten wie Tropfen, die eine Membran passieren: die derselben anhaftenden sind halbkuglich und nehmen erst beim Verlassen derselben wieder Kugelgestalt an.

Die in das Ei eingedrungenen Tröpfchen zeigen rasches Wachsthum und grosse Veränderungen. Während sie zu Anfang ganz homogen sind und so die Bezeichnung Körnchen wohl rechtfertigen, treten während des folgenden raschen Wachsthums in ihnen vacuolenartige Lücken auf. Diese nehmen an Zahl immer mehr zu, während die Körperchen eine immer bedeutendere Grösse erreichen, so dass sie schliesslich eine schaumige Struktur zeigen.

Die Fig. 8 zeigt uns das erste Auftreten der Körperchen in der Eizelle; in Fig. 9 sehen wir die Körperchen schon bedeutend gewachsen und es ist ihre Vertheilung im Protoplasma zu sehen. Auf derselden Figur ist auch die Vermehrung der Körperchen zu beobachten. Dieselbe kommt durch einfache Einschnürung oder Abtrennung kleinerer Theile zu Stande, wie es auch auf Fig. 9 zu sehen ist. Das Maximum ihrer Entwickelung erreichen sie zur Zeit der Befruchtung und während der Befruchtung selbst. Zu dieser Zeit sehen wir, dass die Körperchen ihre regelmässige Kugelgestalt zum Theil verloren haben, wie es aus Fig. 10, welche ein solches Körperchen, das den oberen Theil des Archegoniums fast vollständig erfüllt, darstellt, ersichtlich ist. Aus der Formveränderung können wir wohl schliessen, dass wir einen Körper zähflüssiger Substanz vor uns haben, welche Vermuthung gelegentlich bei der Besprechung des Uebergangsprocesses schon ausgesprochen wurde.

Während der ersten Entwickelungstadien des Embryos verschwinden die grossen Körper sehr rasch fast ganz. Schon zu einer Zeit, zu welcher der Embryo erst aus nur wenigen freien Kernen besteht, sind nur kleine runde Körperchen noch wahrzunehmen (Fig. 26, 27, 25).

Diese Thatsache gibt uns wohl das Recht zur Annahme, dass die Körperchen dem wachsenden Embryo als erstes Nährmaterial zu dienen bestimmt sind. In dieser Annahme werden wir noch bestärkt, wenn wir sehen, dass in unbefruchteten Archegonien die grossen Körperchen unverändert ihre maximale Grösse behalten (Fig. 11).

Zu gleicher Zeit mit dem Wachsthum der oben beschriebenen Körper geht auch die Vergrösseruug des Archegoniums und seiner Theile vor sich.

Da ich in meinen Abhandlungen über Sequoia sempervirens[1]) den Bau der Archegonientheile eingehend beschrieben habe, werde ich hier, um die Wiederholung zu vermeiden, nur die nothwendigsten Literaturangaben besprechen.

Das Archegonium von Cephalotaxus besteht aus einem zweizelligen Halse und einer Eizelle, wie es die Fig. 7 zeigt. An den Fig. 12 *a, b* sehen wir den Hals von oben und von der Seite. So hat Cephalotaxus ebensolchen Hals wie die ältesten Gymnospermen-Cycadoideen, Gingko und Sequoia[2]).

Die Eizelle von Cephalotaxus ist auf den jüngeren Stadien reich an Vacuolen und ihr ganz normal gebauter Kern liegt am oberen Ende derselben. Allmählich verdickt sich das Eiprotoplasma, während die oben beschriebenen Körperchen aus den Deckschichtzellen einwandern. Der Eikern, welcher früher ganz normal gebaut war, scheint die Kernmembran zu verlieren und zusammengedrückt zu werden, was an dieselben Vorgänge bei Cycas erinnert[3]). Dann theilt sich der Kern karyokinetisch (Fig. 13). Für die meisten Coniferen ist diese Theilung der Beginn der Bildung der Bauchkanalzelle. Bei Cephalotaxus nun wird keine Bauchkanalzelle gebildet. Die Abbildung (Fig. 14) zeigt uns den oberen Theil des Eies, in dem zwei Kerne liegen. Von einer Zellmembran ist keine Spur zu sehen und auf einer ganzen Reihe von Präparaten ist es mir nicht gelungen, sie wahrzunehmen. Nach der Abbildung, die Ikeno[4]) für Cycas gibt, ist es mir wahrscheinlich, dass auch dort ähnliche Verhältnisse vorliegen, wenngleich Ikeno die Bildung der Bauchkanalzelle für erwiesen hält.

---

1) Arnoldi l. c.

2) Es wäre interessant zu wissen, aus wie viel Zellen der Hals des Taxusarchegoniums besteht. Jaeger behauptet, dass er aus vier Zellen bestehe. Doch ist das aus der Abbildung, auf welche er verweist, nicht zu ersehen, da es nur eine Seitenansicht ist und demnach ebensogut einen zweizelligen wie vierzelligen Hals illustriren kann. Zur richtigen Erkenntniss wäre die Oberansicht nöthig. Jaeger l. c.

3) Ikeno l. c.

4) Ikeno l. c. Taf. I. Fig. 11.

Auf der Fig. 11 Taf. I seiner Arbeit zeichnet **Ikeno** das obere Ende des Eies mit zwei Kernen, von denen der eine der Bauchkanalzelle, der andere der Eizelle zugehört. Es ist keine Wand zwischen diesen zwei Kernen gezeichnet, obgleich der Eikern schon bedeutend nach dem mittleren Theile der Eizelle verschoben ist. Diese Abbildung constatirt nur die Theilung des Kernes, beweist aber nicht die Bildung einer Bauchkanalzelle [1].

Nach der Theilung des Eikernes sinkt der untere Kern etwas nach unten, während er sich mit sogenannter metaplastischer Substanz erfüllt. In dieser Beziehung stimmt Cephalotaxus mit den anderen Gymnospermen überein.

Der obere Theil des Eizellprotoplasmas sammt dem in ihm befindlichen Kerne verschleimt, quillt auf, sprengt so die Halszellen und tritt aus dem Archegonium heraus, wie es Fig. 16 in deutlicher Weise zeigt.

Durch diesen Vorgang wird das Archegonium geöffnet und zur Aufnahme der männlichen Elemente fähig gemacht.

Nachdem wir so die Beschreibung der Veränderungen des Archegoniums vor der Befruchtung beendigt haben, wollen wir zur Schilderung der Pollenschläuche und Befruchtungsvorgänge übergehen.

II.

Die Bestäubung der Samenknospe von Cephalotaxus findet im Frühling des ersten Jahres statt, zu welcher Zeit die Samenknospen erst aus Nucellus und Integument bestehen. Die Figur 16 zeigt uns eine Samenknospe, welche im September des ersten Jahres gesammelt war. Wir sehen hier das mächtige Integument und den grossen Nucellus, auf dessen oberen Theile sich die Pollenschläuche ausbreiten. Im ganz jungen Pollenschlauch sind zwei Zellen und ein Kern wahrzunehmen. Die beiden Zellen bilden einen spermatogenen Complex im Sinne **Belajeff**'s, während der Kern dem Pollenschlauch selbst gehört, welcher die Antheritienhülle bildet [2]. Fig. 17 zeigt einen Pollenschlauch an einer Samenknospe, die im April des zweiten Jahres gesammelt wurde. Man sieht aus diesem späteren Stadium eine grosse generative Zelle und zwei Kerne, deren Bedeutung **Belajeff** erklärt hat [2]. Der Kern der generativen Zelle liegt hier excentrisch. Er zeigt einen grossen Nucleolus und ein zartes Chromatinnetz. Auf diesen jungen Stadien entsprechen die Verhältnisse der Pollenschläuche von Cephalotaxus denjenigen von Taxus vollständig.

---

[1] Leider übergeht **Jaeger** die Frage nach der Bauchkanalzelle bei Taxus in seiner Arbeit ganz. **Jaeger** l. c.

[2] **Belajeff**, Zur Lehre von dem Pollenschlauch der Gymnospermen. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. IX. XI.

In diesem Zustande durchwächst der Pollenschlauch das Nucellargewebe und erreicht das Endosperm. Die innersten Schichten des Nucellargewebes, welche an das Endosperm grenzen, zeigen ein sehr lockeres Gefüge und werden später zusammengedrückt. Sobald das untere Ende des Pollenschlauches die äussere Grenze dieses lockeren Necullargewebes erreicht, theilt sich die generative Zelle. Es bilden sich dadurch zwei generative Zellen. Taxus zeigt deren nur eine. Die beiden generativen Zellen haben auf jüngeren Stadien je einen normal gebauten Kern und eine Protoplasmaschicht. Gewöhnlich umgibt sich jede der generativen Zellen mit einer eigenen Membran. Nur in vereinzelten Fällen konnte ich die beiden generativen Kerne von einer gemeinsamen Protoplasmaschicht und Membran umschlossen finden (Fig. 21). Aber nur kurze Zeit behalten diese Zellen und ihre Kerne das normale Aussehen. Dann verdickt sich das Protoplasma ringförmig um die Kerne herum, während die Kerne selbst mit metaplastischer Substanz sich erfüllen, ganz auf dieselbe Weise, wie wir es bei den Eikernen gesehen haben. In solchen mit der metaplastischen Substanz erfüllten Kernen kann man nur einen grossen Nucleolus und einige nucleolenartige Körnchen unterscheiden, wie das auf der Fig. 18 deutlich erkennbar ist. Im vorderen Ende des Pollenschlauches sind, wie erwähnt, zwei Kerne vorhanden. In manchen Fällen konnte man hier die Anwesenheit von drei Zellkernen constatiren (Fig. 19), was bei den Gymnospermen nicht oft der Fall ist. Der eine Kern gehört der während der Keimung sich desorganisirenden Zelle an, während die beiden anderen dem Pollenschlauch selbst zugehören. Das Vorhandensein von zwei vegetativen Zellkernen in dem keimenden Pollenschlauch ist nur noch von Jurányi[1]) bei Ceratozamia longifolia nachgewiesen worden.

In einem Falle ist es mir gelungen, die Theilung des Kernes durch Einschnürung im Pollenschlauchprotoplasma zu beobachten (Fig. 19*a*).

Das Vorhandensein der drei Kerne und der Bau der generativen Zellen von Cephalotaxus erinnern sehr an dieselben Verhältnisse der befruchtenden Elemente von Cycas und Gingko kurz bevor sich aus ihnen Antherozoiden bilden. (Man vergleiche die Fig. 30, 31, 32 der

---

1) J. Jurányi, Ueber den Pollen der Gymnospermen. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. 1872. Band VIII.

Arbeit Ikeno's und die Fig. 24, 25, 26 Hirasé's.) Es unterscheidet sich also Cephalotaxus von allen anderen Coniferen und steht den ältesten Gymnospermen bezüglich des Baues des Inhalts der Pollenschläuche näher.

Nach der Bildung der zwei generativen Zellen ist der Pollenschlauch von Cephalotaxus zur Befruchtung fertig. Sein vorderes Ende kommt in Berührung mit dem hervortretenden Protoplasma des Eies und entleert seinen Inhalt in dasselbe. In den meisten Fällen treten die beiden generativen Zellen und die vegetativen Kerne in dasselbe ein (Fig. 20, 21)[1]. Bald darauf vermischt sich das Protoplasma der generativen Zellen mit demjenigen des Eies, während der eine generative Kern mit dem Eikern verschmilzt.

Aus der letzten Zeit stammen verschiedene Beobachtungen über die Vereinigung der männlichen und weiblichen Kerne bei den Cycadoideen und Coniferen. Obgleich dieser Vereinigungsprocess bei den beiden Gymnospermengruppen im Wesentlichen derselbe ist, sind doch hier einige Unterschiede vorhanden. Nach Ikeno's Angaben sind bei Cycas die beiden copulirenden Kerne vollständig mit metaplastischer Substanz erfüllt, so dass in ihrem Innern kein Chromatin mehr zu bemerken ist. Der männliche Kern dringt in den weiblichen zum Theil ein, dann bildet er Auswüchse, zerfällt in mehrere Stücke und verschwindet endlich in der Substanz des weiblichen Kernes. Das Chromatin tritt erst bei der Theilung dieses Copulationskernes wieder auf[2].

Im Gegensatz zu den Cycadoideen enthält der männliche Kern bei den Coniferen keine metaplastische Substanz. Nach Blackmann's[3] Angaben behält der männliche Kern von Pinus silvestris seine Individualität lange Zeit bei. Selbst noch während der Theilung des Copulationskernes kann man das männliche Chromatin als selbstständige Chromosomengruppe unterscheiden. Die vollkommene Vereinigung der weiblichen und männlichen Substanzen tritt erst in den Tochterkernen ein.

Nach den neuesten Beobachtungen Wuicizki's[4], welcher den Befruchtungsvorgang bei Larix dahurica studirte, dringt der chromatinreiche männliche Kern in den weiblichen ein und verschmilzt mit demselben noch vor der Theilung. In einigen Fällen aber konnte Wuicizki bei Larix während der ersten Theilung auch zwei selbstständige Chromosomengruppen unterscheiden. Er hält es für möglich, dass eine Gruppe dem männlichen Kerne entspricht, während die zweite dem weiblichen zugehört.

---

[1] Auf dieser Abbildung sind nur die generativen Kerne sichtbar. Die vegetativen waren auf einem anderen Serienschnitte zu sehen.

[2] Ikeno, l. c. 584 ff.

[3] Blackmann, On the Cytological Features of Fertilisation and related Phenomena in Pinus silvestris. Philosophical Transactions of the R. Society of London. B. 161. 1898.

[4] Wuicizki, Ueber die Befruchtung bei den Coniferen. Warschau 1899. (Russisch.)

Es vereinigen sich bei Cephalotaxus die beiden Kerne in dem oberen Theile des Archegoniums. In dieser Zeit unterscheiden sie sich nur durch ihre Grösse, während ihr Bau derselbe ist. Sie sind ganz mit metaplastischer Substanz erfüllt und enthalten ein grosses und einige kleine Kernkörperchen (Figg. 20, 21, 22, 23). Es dringt der männliche Kern in den weiblichen ein, doch bleiben sie noch lange Zeit unverschmolzen. Es bewegen sich die beiden Kerne bis zur Mitte des Eies, wo die (Fig. 23) Verschmelzung der beiden eintritt. Die Verschmelzung besteht darin, dass der männliche Kern seine metaplastische Substanz allmählich verliert und Chromatin ausarbeitet. Dann vereinigt sich der von metaplastischer Substanz freie und mit Chromatin erfüllte männliche Kern mit dem weiblichen (Fig. 23, 24 *a*-*d*). Zuweilen sieht man, dass der männliche Kern in dem weiblichen Auswüchse bildet, ebenso wie es Ikeno für Cycas angibt.

Es beginnt nach dieser Vereinigung der Kopulationskern sich zu theilen, indem sich die erste Theilungsspindel, welche wie bei allen Gymnospermen, im Verhältniss zur Grösse der Kerne chromatinarm ist, in der Membran des Kopulationskernes bildet (Fig. 23). Die achromatische Figur bleibt an beiden Enden breit. Die Theilungsebene kann entweder schief oder senkrecht zur Längsaxe liegen. Dadurch bilden sich zwei Kerne (Fig. 26 *a*), welche in der Mitte des Eies sich befinden. Indem die beiden Kerne sich in gleicher Zeit karyokinetisch theilen, entstehen vier Kerne (Fig. 26 *a*, 31), deren gegenseitige Lage eine sehr verschiedene sein kann, wie das aus den Fig. 26 *a*, 31 ersichtlich ist. Die Theilkerne liegen in einer dichten Protoplasmaanhäufung, welche frei ist von den im ersten Kapitel besprochenen Körperchen. In dem Protoplasma des Archegoniums ist durch den sich bewegenden Copulationskern eine Höhlung erzeugt worden, welche über dem Copulationskerne, der im unteren Theile des Protoplasma liegt, zu sehen ist (Fig. 23, 25). Durch Theilung der aus Copulationskerne hervorgegangenen vier Kerne entstehen entweder sogleich durch freie Zellbildung oder erst nach mehrmaliger Theilung eine Anzahl von Zellen (Fig. 26 *b*, 27; 26 *c*, 28). Die entstandenen Zellen ordnen sich unter fortwährender Theilung stockwerkweise im unteren Theile des Archegoniums, so dass an der untersten Stelle desselben, die von jetzt ab den morphologischen Gipfel bildet, eine Zelle liegt.

Die Figur 28 zeigt uns den Embryo auf diesem Stadium der Entwickelung. Die morphologisch alleruntersten Zellen bilden eine Rosette, die ihnen folgenden wachsen tubenförmig aus und bilden den Suspensor. Zwischen der morphologisch obersten Zelle und den tubenförmig ausgezogenen werden viele Zellen gebildet, welche ebenfalls stockwerkweise gelagert werden (Fig. 29). Durch bedeutendes Längenwachsthum des Suspensors werden die in der Richtung vor ihm gebildeten Zellen tiefer in das Endosperm verschoben, wo sie dem Embryo den Ursprung geben (Fig. 30). Dieses und die folgenden Stadien der Embryoentwickelung sind vor zwanzig Jahren von Strasburger genau untersucht und auf der Tafel XIX seines bekannten Buches abgebildet worden[1]).

Oben habe ich gezeigt, dass gewöhnlich die beiden generativen Zellen und die im Pollenschlauche sich befindenden Kerne in die Eizelle eindringen, dass aber nur ein männlicher Kern mit dem weiblichen sich vereinigt. Sehen wir nun, was mit den am Befruchtungsvorgange nicht betheiligten Kernen geschieht.

Die Beobachtungen Wuicizki's[2]) haben gezeigt, dass der zweite generative Kern in den befruchteten Eizellen von Larix dahurica eine lange Zeit nach der Befruchtung in dem oberen Ende des Eies zu unterscheiden ist, während die vegetativen Kerne bald zu Grunde gehen. Aus den Angaben anderer Forscher geht hervor, dass die am Befruchtungsvorgang nicht theilnehmenden Elemente allmählich zu Grunde gehen.

Sonderbar ist das Verhalten des zweiten männlichen Kerns bei Cephalotaxus. Dieser theilt sich nämlich während im unteren Theile des Eies die Embryobildung vor sich geht, aber amitotisch. Die Fig. 32 zeigt uns die Formen, welche der sich theilende zweite männliche Kern annimmt. Sie erinnern sehr an die Abbildungen, welche Ikeno für die Kerne gibt, die in dem oberen Ende des in der Bildung begriffenen Embryos sich befinden[3]). Dieser Theilung des männlichen Kernes wegen kann man mehrere Kerne in dem oberen Theile des Eies finden, was auf Fig. 31 zu sehen ist.

Man kann zuweilen in dem oberen Theile des Eies mehrere Kerne beobachten, deren gegenseitige Lage zeigt, dass sie als Theil-

---

1) Strasburger, l. c. Taf. XIX Text S. 149—180.

2) Wuicizki, l. c.

3) Ikeno, l. c. Fig. 52, 53 Taf. X.

ungsprodukte eines einzigen Kernes nicht betrachtet werden können. Vermuthlich ist hier in das Ei der Inhalt zweier Pollenschläuche entleert worden (Fig. 32).

Die an der Befruchtung nicht theilnehmenden Kerne verlieren ihre metaplastische Substanz, arbeiten aber nicht viel Chromatin aus und sind sehr lange Zeit in dem oberen Ende des Eies zu beobachten, während der Embryo schon bedeutend entwickelt ist. Sie gehen erst zu gleicher Zeit mit dem Absterben des oberen Eiendes zu Grunde.

Diese oben beschriebene Embryoentwickelung von Cephalotaxus zeigt grosse Aehnlichkeit mit demselben Vorgang bei Taxus baccata, wie ihn kürzlich Jaeger[1]) geschildert hat. Es entsteht in dem unteren Ende der Eizelle von Taxus baccata durch freie Bildung eine Anzahl Zellen, welche sich stockwerkweise lagern. Das morphologisch obere Ende eines solchen Embryos nehmen eine oder zwei Zellen ein; die morphologisch untere Zellenseite bildet eine Rosette, die ihr unmittelbar anliegenden Zellen bilden die Suspensorschläuche, während die zwischen diesen und dem Gipfel sich befindenden Zellen in das Endosperm eingeschoben, dort zur Embryobildung dienen.

Cephalotaxus und Taxus haben also dieselbe Embryobildung und unterscheiden sich dadurch von allen anderen bisher untersuchten Gymnospermen.

III.

Wenn wir jetzt die Hauptresultate der Entwickelungsgeschichte von Cephalotaxus recapituliren, so sind folgende Thatsachen besonders hervorzuheben.

Die Archegonien von Cephalotaxus haben einen zweizelligen Hals und eine Eizelle.

Während des Wachsthums der Eizelle wird sie mit einer eigenthümlichen Eiweisssubstanz erfüllt. Diese Substanz wird in den Deckschichtzellkernen unter Mitwirkung des Nucleolus gebildet und besitzt zuerst die Form kleiner Tröpfchen. Nachdem sie aus den Deckschichtzellen in die Eizelle übergetreten sind, wachsen sie zu Gebilden von bedeutender Grösse und complicirter Struktur heran und dienen als erstes Nahrungsmaterial für den sich bildenden Embryo.

Kurz vor der Befruchtung theilt sich der Eizellkern, ohne dass sich eine Bauchkanalzelle bildet. Der obere Theil des Eies mit dem Kerne verschleimt, zerstört die Halszellen und tritt aus dem Archegonium heraus.

---

1) Jaeger, l. c. pag. 277 ff. Taf. XVII, XVIII, XIX.

Die Pollenschläuche besitzen ausser zwei generativen Zellen noch zwei Kerne.

Jede generative Zelle enthält einen mit metaplastischer Substanz gänzlich erfüllten Zellkern, welcher von einer dünnen Schicht dichten Protoplasmas umgeben ist.

Nach der Entleerung des Pollenschlauchinhaltes in die Eizelle vereinigt sich nun ein generativer Kern mit dem Eikerne. Der zweite generative Kern bleibt im oberen Theile des Archegoniums liegen und kann später eine amitotische Theilung erfahren.

Der befruchtete Eikern bewegt sich bis zur Mitte des Eies, wo er sich drei bis vier Mal karyokinetisch theilt.

Die Töchterkerne vertheilen sich im unteren Archegoniumende und es entsteht aus ihnen durch freie Zellbildung eine Anzahl von Zellen.

Diese Zellen ordnen sich stockwerkweise. Aus dem morphologisch unteren Stockwerke wird die sogenannte Rosette gebildet, das ihm folgende Stockwerk erzeugt die Suspensorschläuche. Ueber diesen folgt eine Lage Zellen, aus welchen der Embryo hervorgeht. Die morphologische Spitze der Embryos wird von einer Zelle gebildet.

Ein Vergleich der Entwickelungsgeschichte von Cephalotaxus mit der anderer Gymnospermen zeigt uns nun folgende Thatsachen. Es stimmt Cephalotaxus mit den ältesten Gymnospermen bezüglich des Archegoniumsbaues (zweizelliger Hals) und Archegoniumwachsthums überein (das Auftreten der aus den Deckschichtzellen stammenden Körperchen). Eine analoge Rolle wie bei den ältesten Gymnospermen sehen wir auch bei Cephalotaxus die Deckschichtzellen spielen. Hier wie dort unterbleibt die Bildung der Bauchkanalzelle. Auch bezüglich des Baues der generativen männlichen Zellen zeigen sie grosse Aehnlichkeit.

Andererseits sehen wir im Bau der Pollenschläuche und besonders in der Entwickelung des Embryos charakteristische Eigenthümlichkeiten der Coniferen wiederkehren. Wir sehen also, dass Cephalotaxus in seiner Entwickelungsgeschichte Eigenthümlichkeiten der Coniferen einerseits und solche der ältesten Gymnospermen andererseits vereinigt.

München, Pflanzenphysiologisches Institut. December 1899.

Tafelerklärung.

Die Abbildungen stellen theils Mikrophotographien, teils mit Zeichenprisma angefertigte Zeichnungen dar. Fixirungsmittel Alkohol; Färbung mit Jodgrünfuchsin nach Zimmermann.

Tafel I.

Fig. 1. Oberer Theil eines jungen Endosperms mit den jungen erst aus einer Zelle bestehenden Archegonium. × 62.

Fig. 2—5. Kerne der Deckschichtzellen. Veränderungen des Nucleolus und das Auftreten der Körperchen, welche später in das Eizellprotoplasma übergehen. × 1000.

Fig. 4*a*. Deckschichtzellkern von Ceratozamia mexicana. × 500.

Fig. 6. Die Körperchen in Protoplasma der Deckschichtzellen. × 750.

Fig. 6*a*. Ein Theil der Körperchen hat die Deckschichtzellen verlassen und liegt auf der Seite des Archegoniums abgeplattet der Membran an, während andere, tiefer ins Eiprotoplasma eingedrungene, wieder kugelig geworden sind. Das Eiprotoplasma ist hier durch die zusammenziehende Wirkung des Alcohols von der Wand abgetrennt. × 750.

Fig. 6*b* Zeigt die abgeplatteten und im Uebergang befindlichen Körperchen. × 1500.

Fig. 7. Oberer Theil eines sehr jungen Archegoniums im Längsschnitt. Der Hals ist zweizellig. × 500.

Fig. 8. Archegonium auf einem späteren Stadium. Protoplasma ist dichter geworden. Das erste Auftreten der aus den Deckschichtzellen kommenden Körperchen. × 500.

Fig. 9. Ein noch späteres Stadium zeigt die zu bedeutender Grösse herangewachsenen Körperchen, von denen einige in Theilung begriffen sind. × 500.

Fig. 10. Oberer Theil eines Archegoniums zur Zeit der Befruchtung, ein Körperchen zeigend, das sehr gross geworden ist und unregelmässige Form hat. × 500.

Fig. 11. Zwei riesige Körperchen aus einem unbefruchtet gebliebenen Archegonium. Man sieht die schaumartige Struktur. × 375.

Fig. 12*a*, *b*. Der Hals eines Archegoniums von oben und von den Seiten gesehen. × 750.

Fig. 13. Theilung des primären Eikernes. × 750.

Tafel II.

Fig. 14. Oberer Theil eines Archegoniums nach der Theilung des primären Kernes. Zwei Kerne vorhanden, aber es ist keine Baukanalzelle gebildet. × 750.

Fig. 15. Oberes Ende einer Eizelle, das verschleimert ist und aus Archegonium ausgetreten ist. × 375.

Fig. 16. Längsschnitt durch eine ganz junge Samenknospe. Es sind das mächtige Integumente und der kleine Nucellus mit einem im oberen Ende desselben befindlichen Pollenschlauche. × 62.

Fig. 17. Junger Pollenschlauch mit der generativen Mutterzelle und zwei Kernen. × 750.

Fig. 18. Die zwei generativen Zellen des Pollenschlauches mit den von metaplastischer Substanz erfüllten Kernen. × 375.

Fig. 19. Drei Zellkerne im Protoplasma des Pollenschlauches. × 750.

Fig. 19*a*. Theilung des vegetativen Kernes. × 750.

Fig. 20. Eindringen des generativen Pollenschlauches in die Eizelle. × 250.

Fig. 21. Zwei eben erst in die Eizelle eingetretene generative Kerne, die von einer gemeinsamen Protoplasmahülle umgeben sind. × 250.

Fig. 22. Beginnende Copulation der männlichen und weiblichen Kerne. × 250.

Fig. 23. Befruchtetes Archegonium. In dessen Mitte ist der Copulationskern, in welchem noch deutlich ein männlicher Kern sichtbar ist. Im oberen Ende liegt der zweite männliche Kern, der nicht an der Copulation betheiligt ist. Der Copulationskern hat durch seine Bewegung nach der Mitte des Archegoniums eine Höhlung in dem Protoplasma zerrissen. × 250 (siehe Fig 25).

Fig. 24 *a-c.* Verschiedene Stadien der Vereinigung des männlichen und weiblichen Kernes. × 250.

Fig. 26 *a.* Die nach der ersten Theilung des Copulationskernes entstandenen Kerne. × 250.

Tafel III.

Fig. 25. Erste Theilung des Copulationskernes. × 250.

Fig. 26 *b-d* zeigt die durch weitere Theilung enstandenen Kerne. × 250.

Fig. 27. Ein erst aus wenigen Zellen bestehender Embryo.

Fig. 28. Ein etwas älterer Embryo, an welchem die aus einer Zelle bestehende Spitze und die stockwerkartige Anordnung der Zellen zu sehen ist. × 250.

Fig. 29. Die Bildung der Suspensorschläuche. × 125.

Fig. 30. Junger Embryo, welcher durch das Wachsthum des Suspensors in das Endosperm vorgeschoben wird. × 62.

Fig. 31. Ein Archegonium, in dessen unterem Ende ein Embryo, von dem drei Kerne sichtbar sind, während im oberen Theile die an dem Befruchtungsvorgange nicht betheiligten generativen Kerne sich befinden. × 125.

Fig. 32. Oberer Theil eines Archegoniums mit den in amitotischer Theilung begriffenen generativen Kernen, die an dem Befruchtungsvorgange nicht betheiligt waren.

Ueber die aruncoide Blattspreite.

(Ein Beitrag zur Blattbiologie.)

Von

Roland Anheisser.

(Hierzu Tafel IV.)

Während eine ältere Forschung die so ausserordentlich mannigfaltigen Blattgestalten einfach als gegeben hinnahm und sich meist damit begnügte, deren Entwickelungsgeschichte, äusseren und inneren Bau zu beschreiben, ist in neuerer Zeit der gewaltigen Anregung Darwin's folgend, die biologische Betrachtungsweise in den Vordergrund des Interesses getreten. Immer zahlreicher erscheinen Arbeiten, deren Hauptaufgabe es ist, die äusseren und inneren Struktureigenthümlichkeiten mit der speciellen Lebensweise in Zusammenhang zu bringen, also gewissermassen die Gestalt aus der Function zu begreifen.

Während die einen Forscher, von systematischen Gesichtspunkten ausgehend, die Pflanzen eines näheren Verwandtschaftskreises einer vergleichenden Behandlung unterwerfen und hierbei meist zu dem Resultate gelangen, dass neben weniger constanten, sog. directen Anpassungsmerkmalen andere constantere auftreten, die man als altererbte, sog. morphologische, bezeichnet, suchen andere Forscher zunächst unbekümmert um die systematische Verwandtschaft direct die gleichförmigen Anpassungsformen dem physiologischen Verständniss näher zu führen. Dieser letztere Weg wurde bei den hier mitzutheilenden Untersuchungen eingeschlagen.

Die Fragestellung, von der ich ausging, war folgende: Zeigen Blätter, die in ihrem äusseren Aussehen ziemlich übereinstimmen und unter ähnlichen Bedingungen in der Natur auftreten, auch gleiche anatomische Verhältnisse in ihrem inneren Bau, selbst wenn sie Pflanzen aus ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen angehören?

Die Beantwortung dieser Frage wurde aus leicht verständlichen Gründen zu lösen versucht an der Hand der Vertreter der einheimischen Flora. Nur relativ wenige ausländische Formen wurden in den Beobachtungskreis gezogen und zwar lediglich solche, die in lebendem

Zustande zugänglich waren und zugleich auffallend schöne Beispiele für manche Verhältnisse abgeben. Wenn es irgendwie anging, habe ich das Material im Freien an den natürlichen Standorten beobachtet und gesammelt, es bot mir die reiche Flora der directen Umgegend von Jena hierzu die günstigsten Bedingungen.

Zum Ausgangspunkte unserer Betrachtungen wählen wir den Blatttypus, den ich als den *aruncoiden* bezeichnen möchte, weil *Aruncus silvester Kosteletzky (= Spiraea Aruncus Linné)* den charakteristischsten Vertreter der Blattform, auf welche es mir ankommt, abgibt. Es handelt sich hier nur um das einzelne Foliolum des gefiederten Blattes von *Aruncus* und wenn im Weiteren von Blättern geredet wird, die gefiedert sind, so kommt immer nur die einzelne Fieder in Betracht.

Das Blatt unseres Repräsentanten (Fig. 1) hat eiförmigen bis länglichen Umriss und läuft in eine ziemlich lange Spitze aus. Wichtig für unsere Betrachtungen ist vor Allem die Beschaffenheit des Blattrandes und die Nervatur des Blattes. Der Rand ist scharf doppelt gesägt und in jeden Sägezahn erster Ordnung läuft auch ein Seitennerv erster Ordnung bis zur Spitze. Diese Nervatur wird bekanntlich als craspedodrome bezeichnet, während derjenige Verlauf, bei welchem die grösseren Nerven, ehe sie das Ende eines Sägezahnes oder den Blattrand erreichen, umbiegen und nur kleine Seitennerven höherer Ordnung in die Randzähne entsenden, camptodrom genannt wird.[1])

Zum aruncoiden Typus rechnen wir also diejenigen Blätter, welche im Wesentlichen die genannten Eigenschaften besitzen, also, um sie nochmals aufzuführen, gesägten Rand und craspedodromen oder doch annähernd craspedodromen Verlauf der Nerven. Die Länge des Blattstieles kann man im Durchschnitt als mittellang bezeichnen; sitzende Blätter kommen bei unserem Typus wohl kaum vor. Allerdings bei gefiederten Blättern sitzen die Foliola meist mit ihrer Basis auf dem Gesammtstiele fest, der dann die Rolle der einzelnen Stiele der Foliola übernimmt. Die Blätter stehen fast immer gegenständig.

Es soll nun unsere Aufgabe sein, einige anatomische Verhältnisse der aruncoiden Blätter näher zu untersuchen und auf ihre etwaige nähere Uebereinstimmung zu prüfen. Des Weiteren soll versucht werden, die gefundenen Thatsachen biologisch zu beleuchten.

Es erscheint mir zweckmässig, die Pflanzen mit aruncoiden Blattspreiten in zwei Capiteln zu behandeln, zuerst die krautartigen Gewächse und dann die Holzgewächse, da die letzteren von den ersteren in manchen Beziehungen abweichen und unter sich charakteristische Merkmale theilen. Besonders bei Bäumen sind ja die Spreiten in der Natur vielfach anderen Bedingungen unterworfen als bei Kräutern und haben daher auch im Kampfe ums Dasein Eigenthümlichkeiten erworben, die jenen nicht zukommen.

---

[1]) Vgl. z. B. Schenk und Schimper, Handbuch der Pflanzenpaläontologie.

Die krautigen Gewächse.

Bei der Anatomie der aruncoiden Blattspreiten wollen wir zunächst unser Augenmerk richten, erstens auf die Umgebung und Vertheilung der Spaltöffnungen und zweitens auf die Beschaffenheit der Epidermis.

Unser Repräsentant *Aruncus* zeigt einen Spaltöffnungstypus, der folgendermassen beschaffen ist. (Fig. 2.) Zwei halbmondförmige Schliesszellen bilden den Apparat; besondere Nebenzellen lassen sich nicht unterscheiden, denn drei bis vier Epidermiszellen, die sich von den übrigen in keiner Weise als verschieden erweisen, begrenzen den Apparat. Die oberen Wandungen der Schliesszellen liegen in gleichem Niveau mit denen der Epidermiszellen. Diesen ungemein häufigen Spaltöffnungstypus möchte ich kurzweg als den „gewöhnlichen“ bezeichnen.

Bei der Untersuchung der Vertheilung der Stomata ergibt es sich, dass *Aruncus* solche nur auf der Blattunterseite aufzuweisen hat.

Wenden wir uns der Epidermis zu, so finden wir sie, abgesehen von den Blattrippen, zusammengesetzt aus gleichwertigen Zellen, deren Seitenwandungen gewellt sind und zwar auf der Blattunterseite eine stärkere Wellung zeigen, als auf der Oberseite.

Bei anderen einheimischen Pflanzen derselben Familie begegnet uns der *Aruncus*typus recht häufig, vielleicht häufiger als in allen anderen einheimischen Familien. *Spiraea Ulmaria* hat genau den Typus des *Aruncus.* Die Nervatur ist eine scharf ausgeprägt craspedodrome, der Blattrand ist ebenso wie bei *Aruncus* doppelt gesägt. Der Typus der Spaltöffnungen ist der gewöhnliche; sie selbst sind, wie dort, auf die Blattunterseite beschränkt. Die Beschaffenheit der Epidermiszellen stimmt ebenfalls mit derjenigen von *Aruncus* überein: unten starke, oben schwache Wellung der Seitenwandungen. Bei *Spiraea Filipendula,* deren Spreiten in ihrem Umriss schon beträchtlich von dem *Aruncus*typus abweichen, findet sich derselbe Spaltöffnungsbau, sowie die Beschränkung der Stomata auf die Blattunterseite. Die Epidermis zeigt jedoch nur unterseits Wellung der Zellwände, auf der Oberseite sind dieselben geradwandig.

Auch für manche unserer *Rubus*arten ist der aruncoide Typus charakteristisch. So zeigt *Rubus Idaeus* dieselben Verhältnisse in Bezug auf Typus und Vertheilung der Stomata mit beiderseitiger Wellung der Epidermiszellwandungen; desgleichen *Fragaria vesca. Comarum palustre* weicht nur in der Wellung der Seitenwände der Epidermiszellen etwas von *Aruncus* ab, indem dieselben nur auf der Blattunterseite schwach gewellt sind, auf der Oberseite aber gar nicht. Die übrigen *Rosaceen* haben auch theils mehr oder weniger aruncoide Blattspreiten. Sobald ein Blatt den scharf gesägten Blattrand unseres Typus zeigt, so stimmt es auch in den übrigen erörterten Merkmalen im Grossen und Ganzen mit *Aruncus* überein. So die *Potentillen,* z. B. *P. anserina, P. reptans, P. Tormentilla, Sanguisorba officinalis, Agrimonia Eupatoria,* welche alle mit *Aruncus* die Vertheilung der Stomata, den gewöhnlichen Typus derselben und Wellung der Epidermiszellwände auf der Unterseite des Blattes gemeinsam haben, während allerdings auf der Blattoberseite die Epidermiszellen keine Wellung zeigen.

Es sollen nun aus verschiedenen anderen Familien Pflanzen mit aruncoidem Blattrand zum Vergleiche herbeigezogen werden, um festzustellen, inwieweit bei ihnen die oben besprochenen Merkmale wiederkehren.

Bei den *Ranunculaceen* finden wir bis jetzt als einzige einheimische Pflanze mit aruncoiden Spreiten *Actaea spicata.* Sie stimmt in der auffälligsten Weise mit *Aruncus* überein; ja auch im Standorte, es sind beides Pflanzen feuchter, schattiger Wälder, zumal feuchter Schluchten. Auch in den von uns berücksichtigten anatomischen Merkmalen, Typus und Vertheilung der Stomata, beiderseits stark gewellten Epidermiszellen, stimmen die beiden habituell so ähnlichen Pflanzen überein. Ziehen wir von anderen *Ranunculaceen* Pflanzen mit abweichendem Blattrand und verschiedener Nervatur in Betracht, so treten uns auch grössere Unterschiede in anatomischer Beziehung entgegen. Bei den gelappten Blättern von *Ranunculus aconitifolius* mit camptodromer Nervatur finden wir zwar wie bei *Actaea* beiderseits stark gewellte Epidermiszellwände, den gewöhnlichen Spaltöffnungstypus, aber die Stomata treten auf beiden Blattseiten auf. Aehnlich verhält sich *Ranunculus repens,* nur ist die Wellung auf der Oberseite schwächer als auf der Unterseite.

Eine weitere Familie, in welcher Pflanzen mit typisch aruncoiden Blättern vorkommen, ist diejenige der *Umbelliferen.* In Betracht kommen hier u. a. *Angelica silvestris, Aegopodium Podagraria, Chaero-*

phyllum hirsutum, *Imperatoria ostruthium.* Die genannten Pflanzen stimmen in Bezug auf das Verhalten der Spaltöffnungen alle mit *Aruncus* überein, sie zeigen gewöhnlichen Typus und nur die Blattunterseite ist mit ihnen ausgerüstet. Was die Wellung der Epidermiszellwände betrifft, so haben sie alle, mit Ausnahme von *Imperatoria,* auf der Blattunterseite starke Wellung, auf der Oberseite der Spreiten nur sehr schwach gewellte Wandungen.

Wie *Imperatoria* verhalten sich auch *Myrrhis odorata, Peucedanum verticillare* und *Anthriscus silvestris,* alles Blätter unseres Typus, letzterer mit auf beiden Blattflächen stark gewellten Epidermiszellwänden.

Bei den *Umbelliferen* kommen alle möglichen Uebergänge des ganzrandigen Blattes zum aruncoiden und von diesem bis zum haarfein gefiederten vor. Es wechseln auch mit dieser äusseren Beschaffenheit die übrigen Eigenschaften der Blätter.

Nicht streng zu unserem aruncoiden Typus möchten wir das Blatt von *Archangelica officinalis* rechnen. Die Foliola zeigen den aruncoiden Blattrand, doch ist, worauf noch zurückzukommen sein wird, das weit derbere Blatt um ein Beträchtliches dicker und es treten Stomata auf beiden Seiten der Spreite auf.

Das Blatt von *Heracleum Sphondylium* endlich besitzt Stomata auf beiden Blattflächen, wenn auch auf der Oberseite in geringerer Zahl; der Spaltöffnungstypus ist der gewöhnliche, die Epidermiszellwände sind auf beiden Blattseiten gewellt.

Aus dem Erwähnten ersieht man, wie sehr die Blätter der *Umbelliferen* variiren; von den centrisch gebauten Blättern, wie die von *Foeniculum capillaceum* gar nicht zu reden, die ringsherum um die ganzen haarförmigen Blattzipfel Stomata besitzen, mit Ausnahme der Blattrinne und des Rückens, wo Collenchym liegt und das centrale Gefässbündel vor Verletzung schützt. Die aruncoiden Blätter dagegen behalten constant ihre Merkmale, wenn sie auch kleinen Schwankungen in der Wellung der Epidermiszellwände unterworfen sind.

Von den einheimischen *Dipsaceen* ist *Cephalaria pilosa* der einzige Vertreter unseres aruncoiden Typus mit craspedodromem Nervenverlauf. Diese Pflanze stimmt auch darin mit anderen Gewächsen mit derselben Blattform überein, dass nur auf der Unterseite der Blattspreiten Stomata und zwar von gewöhnlichem Typus, vorhanden sind. Die Wandungen der Epidermiszellen sind auf beiden Blattseiten stark gewellt. Vergleicht man mit diesem Blatte das viel derbere, nicht aruncoide, von *Dipsacus silvestris,* so ergibt sich folgender Unterschied. Die Spreite letzterer Pflanze hat auf beiden Seiten Spaltöffnungen, wenn auch oberseits etwas weniger als auf der Unterseite. Der Spaltöffnungstypus ist der gewöhnliche, die Wellung der Epidermiszellen auf der Blattunterseite stärker als auf der Oberseite.

Sehr schöne aruncoide Blätter haben unter den *Compositen* z. B. die drei *Eupatorium*-Arten: *E. canabinum*, *E. aromaticum* und *E. ageratoides,* von denen die beiden letztgenannten in Nordamerika einheimisch sind. Die Blätter der beiden nordamerikanischen Species haben das Aussehen derjenigen von *Urtica dioica.* Alle drei *Eupatorien* haben Spaltöffnungen von gewöhnlichem Typus und zwar sind nur die Blattunterseiten mit ihnen ausgerüstet. Alle drei haben auf beiden Blattseiten stark gewellte Epidermiszellen, stimmen also durchaus mit *Aruncus* überein. Ein gleiches Verhalten zeigen die Fiederblättchen von *Chrysanthemum corymbosum,* die man ja allenfalls noch zu den aruncoiden Blättern zählen kann.

Vergleichen wir dagegen mit den genannten Spreiten solche anderer *Compositen,* die in gewisser Beziehung jenen noch ähnlich sind, z. B. von *Senecio*-Arten, so finden wir bei *Senecio nemorensis* auf beiden Blattseiten Stomata von gewöhnlichem Typus; die Wellung der Epidermiszellwandungen auf der Blattunterseite sehr stark, auf der Oberseite schwach. Das Blatt weicht also in dem wichtigen Punkt der Vertheilung der Stomata von den aruncoiden Blättern ab. Ebenso verhalten sich *Senecio erraticus, Cirsium oleraceum, Taraxacum officinale, Scorzonera hispanica, Doronicum caucasicum* und *Lactuca Scariola,* die alle auf ihrer Blattoberseite mehr oder weniger zahlreiche Stomata führen; *Taraxacum* und *Scorzonera* auf beiden Blattseiten mit gleich vielen, die übrigen auf der Blattoberseite mit weniger zahlreichen als auf der Unterseite. In Bezug auf Wellung der Epidermiszellwände finden wir bei diesen Blättern ein schwankendes Verhalten, wie dies bei den so verschieden gestalteten, völlig von einander verschiedenen Blatttypen nicht anders zu erwarten ist. Bei dem monocotylenähnlichen *Scorzonera*blatte fehlt jede Spur von Wellung. Bei *Taraxacum* findet sich dieselbe auf beiden Blattseiten. Die übrigen Arten halten die Mitte zwischen den beiden Extremen; immer aber sind es die Epidermiszellwände der Blattunterseite, die, falls ein Unterschied vorhanden ist, dieses Merkmal in verstärktem Grade zeigen.

Die *Compositen* lehren uns schon, dass einer der constantesten Charaktere der aruncoiden Blätter im ausschliesslichen Vorkommen von Spaltöffnungen auf der Unterseite der Blätter zu suchen ist.

Eine weitere Familie, zu welcher Pflanzen mit aruncoiden Spreiten gehören, ist diejenige der *Campanulaceen.* Am typischsten unter den einheimischen *Campanula*-Arten zeigen die Blätter von *C. Trachelium* die Eigenschaften des *Aruncus*blattes. Das doppelt gesägte Blatt besitzt craspedodromen Nervenverlauf. Spaltöffnungen, und zwar wieder vom gewöhnlichen Typus, treten nur auf der Blattunterseite auf. Die Epidermiszellen sind auf der Blattunterseite gewellt, auf der Oberseite nicht. Vergleichen wir hiermit das ebenfalls lanzettförmige Blatt von *Campanula glomerata,* welches aber am Rande nur sehr schwach und äusserst fein gezähnt erscheint und camptodromen Nervenverlauf zeigt, so ergibt sich in Betreff der Spaltöffnungsvertheilung ein durchschlagender Unterschied, insofern dieselben auf beiden Blattflächen vorkommen. Der Typus derselben ist auch der gewöhnliche, die Epidermiszellwände sind auf der Blattoberseite nur schwach gewellt, auf der Unterseite stärker.

Es fehlt selbstverständlich zwischen allen den bisher besprochenen Blättern nicht an Uebergängen. So scheint zwischen dem Blatte der *Campanula glomerata* und demjenigen der *C. Trachelium* das Blatt von *C. rapunculoides* den Uebergang zu vermitteln. Dasselbe ist im Aeusseren zwar sehr ähnlich dem von *C. Trachelium,* nur schwächer und stumpfer gezähnt, mit camptodromem Verlauf der Leitbündel und vor Allem durch grössere Dicke und den Besitz von Spaltöffnungen auf der Oberseite vor letztgenanntem ausgezeichnet. *C. persicifolia* mit langen, schmalen, sehr schwach gezähnten Blattspreiten, verhält sich wie *C. rapunculoides.* Ihr Blatt unterscheidet sich wie dieses von dem aruncoiden Blatte der *C. Trachelium* durch camptodromen Gefässbündelverlauf und durch die beträchtlichere Dicke.

Unter den *Scrophulariaceen* gibt es in unserer einheimischen Flora keine Pflanze mit echt aruncoiden Blättern. Das Blatt von *Scrophularia nodosa* könnte man allenfalls als ein solches ansprechen, aber es zeigt camptodromen Verlauf der Nerven, nur hie und da läuft ein kleiner Nerv höherer Ordnung in einen Blattzahn aus. Das Blatt gehört auch schon zu den dickeren Blättern. Sonst stimmt es mit *Aruncus* überein in Vertheilung und Typus der Stomata, die aber nach dem Cruciferentypus entstehen¹) und in beiderseitiger Wellung der Epidermiszellwände. Auch einige *Veronica-Arten* nähern sich dem *Aruncus*-Typus, ohne sich mit ihm völlig zu decken, so *Veronica spicata, V. Chamaedrys, V. prostrata,* welchen aber allen camptodromer

---

1) Solereder H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen pag. 660.

oder fast camptodromer Nervenverlauf eigen ist und welche ausserdem auf der Oberseite der Blätter, wenn auch nur wenige, Stomata aufweisen.

So zeigen uns, allerdings indirect, die *Scrophulariaceen,* dass den aruncoiden Blättern ein fest ausgeprägter Charakter zukommt, welcher zwar in manchen Pflanzenfamilien sich verwischt und zu anderen Blatttypen Uebergänge bildet.

Die grosse Familie der *Labiaten* liefert uns nur einige wenige einheimische Vertreter des *Aruncus*typus. Bei diesen Gewächsen sind gewöhnlich zwei oder mehrere Epidermiszellen quer zum Spalte gelagert und fungiren als Nebenzellen[1]; aber nicht bei allen *Labiaten* besteht diese Anordnung; oft finden sich Uebergänge zum gewöhnlichen Typus.[2]

Dem aruncoiden Blattrand begegnen wir bei *Lycopus europaeus,* dessen tief gesägte Blattspreiten schön craspedodromen Nervenverlauf zeigen. Stomata finden sich nur auf der Unterseite, was alles mit den Verhältnissen, wie wir sie bei *Aruncus* gefunden haben, übereinstimmt. Die Spaltöffnungen zeigen jedoch nicht den gewöhnlichen, sondern den oben charakterisirten *Labiaten*typus; es ist mithin das Blatt von *Lycopus europaeus* das erste aruncoide Blatt, welches im Spaltöffnungstypus nicht mit *Aruncus* übereinstimmt. Die Wellung der Epidermiszellwände hat aber *Lycopus* mit *Aruncus* gemein, indem auf beiden Seiten der Blattspreiten dieselben, wenn auch auf der Oberseite schwach, gewellt sind.

Ausser bei *Lycopus* begegnen wir unter den einheimischen *Labiaten* noch bei *Calamintha grandiflora* der uns beschäftigenden Blattform. Der Rand ist scharf gesägt mit craspedodromem Verlauf der Nerven. Spaltöffnungen sind nur auf der Blattunterseite vorhanden; der Typus derselben ist aber wieder der *Labiaten*typus. Die Epidermiszellen sind auf der Blattunterseite sehr stark gewellt, auf der Oberseite schwächer. Bis auf den Spaltöffnungstypus stimmt also auch dieses Blatt mit demjenigen von *Aruncus* überein.

Weitere Arten mit aruncoiden Blättern wüsste ich vorderhand unter den Labiaten nicht zu nennen. *Lamium*-Arten, bes. *Lamium album, Galeopsis*- und *Stachys*-Arten, ferner *Galeobdolon luteum* scheinen bei oberflächlicher Betrachtung aruncoide Blätter zu haben; sieht man jedoch näher zu, so findet man, dass diese Spreiten doch recht ver-

---

1) Solereder, pag. 718.

2) l. c. pag. 719.

schieden sind von einem typisch aruncoiden Blatte. Sie sind stumpf gekerbt und der Nervenverlauf scheint bei *Galeobdolon luteum, Lamium*-Arten und *Stachys*-Arten bei den einzelnen Blattindividuen zu wechseln, indem manche beinahe craspedodrome Nervatur zeigen, die anderen mehr camptodrome. Bei der Sumpfpflanze *Teucrium Scordium* ist das stumpfgekerbte craspedodrome Nervatur zeigende Blatt dadurch interessant, dass es neben Spaltöffnungen mit *Labiaten*typus, solche von gewöhnlichem Typus besitzt, welche zerstreut unter den anderen sich finden.[1]) Alle diese stumpfgekerbten Blätter könnte man zusammenfassen unter dem Namen *Betonica*typus, da *Betonica officinalis* besonders deutlich die oben erwähnten Charaktere zeigt, unter denen als sehr wichtiger der eigenartige Nervenverlauf Erwähnung verdient. Es laufen hier nämlich oft die Seitennerven erster Ordnung nicht wie bei *Aruncus* in einem Blattzahn, sondern an die Spitze desjenigen Winkels, den zwei benachbarte Zähne bilden (Fig. 3).

Dagegen haben unsere einheimischen *Urtica*-Arten aruncoide Spreiten. Der Rand derselben ist scharf gesägt, besonders tief bei *Urtica pilulifera.* Der Nervenverlauf ist craspedodrom, die Stomata zeigen gewöhnlichen Typus und sind, wenn wir von den zu Gruppen vereinigten Wasserspalten absehen, nur auf der Unterseite des Blattes vorhanden. Die Epidermiszellen sind auf der Spreitenunterseite mehr oder weniger stark, auf der Oberseite schwächer oder fast gar nicht gewellt. Einem im Wesentlichen gleichen Verhalten begegnen wir bei *Urtica dioica.* Auch *Cannabis sativa,* deren Blatt man trotz der Schmalheit seiner Spreite als ein aruncoides bezeichnen kann, schliesst sich in Bezug auf die besprochenen Merkmale den Brennnesseln an. Es sei hier auch darauf hingewiesen, dass bei den aruncoiden Spreiten, die ich untersucht habe, das chlorophyllführende Gewebe am Rande der Blattzähne nur von der Epidermis bedeckt ist und hier keine besonderen mechanischen Zellen, die etwa einen Saum bildeten, vorhanden sind. Nur die Aussenwände der Epidermiszellen sind ziemlich stark verdickt. So stellt Fig. 11 den Querschnitt durch den Rand eines Blattzahnes von *Aruncus silvester* dar. Die kurzen Pallisadenzellen und das Schwammgewebe reichen hier bis zur Epidermis, auch am äussersten Rande des Blattes. Fig. 12 zeigt dasselbe Verhalten für *Urtica pilulifera.*

Wir verlassen nunmehr die Kräuter und wenden uns zu den Holzgewächsen, deren Blätter durch mancherlei Eigenthümlichkeiten von denen der krautigen Gewächse abweichen.

---

1) Solereder, l. c. pag. 719.

Die Holzgewächse.

Von unseren einheimischen Bäumen neigen bei vielen Arten die Spreiten zum aruncoiden Typus, scharf ausgeprägt zeigen ihn aber nur wenige.

Unter den *Rosaceen* hatten wir schon ein grosses Contingent von aruncoiden Blättern gefunden. Dasselbe gilt für die meisten baumartigen Gewächse dieser Gruppe.

Unter den *Amygdalaceen* zeigt z. B. *Prunus avium* unseren Typus und stimmt auch in Bezug auf Stomata und Epidermiszellen mit *Aruncus* überein.

Auch viele *Pomaceen* weisen aruncoiden Blatttypus auf; so ist derselbe bei *Sorbus*-Arten sehr schön ausgebildet, besonders bei *Sorbus Aria*. Dieses eiförmige doppelt gesägte Blatt hat craspedodromen Gefässbündelverlauf, es ist aber im Gegensatze zu *Aruncus* unterseits filzig behaart und zeigen die Epidermiszellwände unterseits nur schwache, oberseits gar keine Wellung. Stomata von gewöhnlichem Typus finden wir nur auf der Blattunterseite. Fast gerade so verhält sich *Sorbus Aucuparia*, doch gehört das Blatt zu den dicksten der einheimischen Baumblätter.

Durch eine Eigenschaft entfernen sich die Spreiten der besprochenen Pflanzen von den demselben Typus zugehörigen Blättern krautiger Gewächse derselben Gruppe, wir meinen die derbere Spreitenbeschaffenheit. Wir gehen wohl nicht irre in der Annahme, dass dies damit zusammenhängt, dass die Baumblätter viel mehr den Unbilden der Witterung ausgesetzt sind, als die Spreiten von weniger exponirten Stauden.

Zartere aruncoide Blätter sind diejenigen von *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa,* welche beide gerne an etwas geschützten Standorten wachsen. Die Spreite stimmt auch in Bezug auf Vertheilung und Typus der Stomata, sowie Wellung der Epidermiszellen mit *Aruncus* überein. Der Nervenverlauf ist allerdings nicht streng craspedodrom, da die Seitennerven sich in kleinere verästeln, die ihrerseits erst die Spitzen der Blattzähne erreichen.

Im Gegensatze hierzu ist craspedodromer Nervenverlauf bei den Blättern anderer Bäume scharf ausgeprägt, unter anderen bei *Aesculus Hippocastanum,* dessen Blatt auch in den übrigen Merkmalen, auf die es uns ankommt, mit *Aruncus* übereinstimmt. Gerade so verhält sich die Blattspreite von *Corylus Avellana* mit auf beiden Seiten, oberseits allerdings schwächer, gewellten Oberhautzellwänden. Es besitzt also das Haselnussblatt eine Wellung wie *Aruncus,* man könnte es nach allen seinen Eigenschaften, mit Ausnahme des breiten Umrisses, zum aruncoiden Typus zählen, es ist scharf doppelt gesägt, mit ausgeprägt craspedodromem Nervenverlauf und wie die aruncoiden Spreiten von sehr geringer Dicke.

Dasselbe gilt vom Eschenblatte, *Fraxinus excelsior.* Die Foliola dieses einfach gefiederten Blattes gehören zum *Aruncus*-Typus, sie sind fein gesägt und zeigen, wenn auch nicht allzu scharf, craspedodromen Verlauf der Leitbündel. Die Stomata sind von gewöhnlichem Typus und befinden sich nur auf der Unterseite des Blattes. Bemerkenswerth ist, dass die Epidermiszellwände auf beiden Blattseiten stark gewellt sind.

Ferner sind hier zu erwähnen die doppelt gesägten Blätter von *Carpinus* und *Ulmus.* In beiden Fällen sind Stomata, und zwar von gewöhnlichem Typus, nur auf der Unterseite der Spreiten vorhanden. Diese Verhältnisse finden sich übrigens bei der Mehrzahl der Bäume, die ich untersucht habe. Bemerkenswerthe Ausnahmen bilden, worauf wir noch zurückkommen, gewisse Weiden. In Bezug auf Wellung der Seitenwände der Oberhautzellen weichen *Carpinus* und *Ulmus* von einander ab. Beiden ist starke Wellung auf der Blattunterseite gemeinsam; auf der Oberseite des Blattes herrschen jedoch verschiedene Verhältnisse. Bei *Ulmus* sind manche Zellwände etwas gewellt, andere gar nicht; *Carpinus* dagegen besitzt, wenn wir von den Blattnerven absehen, auf der Blattoberseite sehr stark gewellte Epidermiszellen.

Trotz ihrer derberen Beschaffenheit mögen hier die Blätter von *Betula alba*, *Ostrya carpinifolia* und *Castanea vesca* Berücksichtigung finden. Bei diesen Bäumen bestehen bemerkenswerthe, später noch zu berücksichtigende Unterschiede in Betreff der Wellung der Seitenwände der Epidermiszellen. *Ostrya* zeigt auf beiden Blattseiten Wellung, wenn auch auf der Oberseite schwächer als auf der Unterseite. Bei *Castanea* besteht sie nur noch auf der Unterseite des Blattes und zwar in sehr schwachem Grade, fehlt dagegen auf der Blattoberseite, wo die Epidermiszellen geradwandig sind, vollständig. *Betula* endlich, bei welcher keine Spur von Wellung mehr vorhanden ist, stellt so recht den Typus eines festen, harten, noch einigermassen zu unserem Typus gehörigen Baumblattes dar, denn die festesten Blätter, zu welchen beispielsweise diejenigen der Eichen gehören, entfernen sich durch die Beschaffenheit des Blattrandes weit von der uns beschäftigenden Blattform.

Innerhalb dieser grossen Gattung sind die Gestaltungsverhältnisse sehr wechselnd. Wir begegnen hier mannigfaltigen Formen, ganz randigen, gezähnten, spitz oder stumpf gebuchteten Spreiten. Da ausserdem die Lebensdauer der Eichenblätter eine wechselnde ist, insofern es immergrüne und sommergrüne Arten gibt, so lässt sich von vorneherein annehmen, dass die biologischen Verhältnisse äusserst mannigfaltige sein werden.

Eingehendere Untersuchungen habe ich nicht vornehmen können, da mir nur von wenigen Arten lebendes Material, dessen Standortsverhältnisse mir bekannt waren, zur Verfügung stand.

So weit meine Beobachtungen reichen, sind die stumpflappigen Blätter zugleich derber und kürzer gestielt, während bei denjenigen mit spitzen Randzähnen die dünnere Spreite meist einem längeren Stiele aufsitzt. Zu diesen letzteren gehören unter anderen die nordamerikanischen Species: *Quercus coccinea, Q. acuminata, Q. heterophylla, Q. banisteri, Q. falcata, Q. tinctoria, Q. ambigua, Q. palustris, Q. rubra,* von denen *Q. coccinea, Q. banisteri, Q. tinctoria, Q. palustris* und *Q. rubra* auffallend lange Blattstiele aufweisen.[1]) Zu dem derben kurzgestielten Typus gehören unsere einheimischen *Quercus*-Arten, *Q. pedunculata, Q. sessiliflora, Q. pubescens.* In Bezug auf Vertheilung der Spaltöffnungen verhalten sich beiderlei Typen gleich, indem nur die Unterseiten der Blattspreiten mit solchen versehen sind. Unterschiede treten in Betreff der Beschaffenheit der Oberhautzellen hervor, indem nämlich bei *Quercus pedunculata* die Epidermiszellen auf beiden Blattseiten geradewandig sind, oder nur auf der Unterseite manchmal eine äusserst schwache Wellung vorkommt. Im Gegensatze hierzu tritt bei den spitzlappigen Eichen, von denen ich *Quercus ambigua* und *Q. palustris* untersuchte, allerdings nur auf der Unterseite die Wellung der Oberhautzellen stärker hervor.

Das Blatt von *Quercus pedunculata* gehört zu den derbsten unserer einheimischen Flora. Selbst bei stärkerem Winde werden die Spreiten relativ wenig bewegt im Gegensatze zu denjenigen der langgestielten *Q. ambigua* und *Q. palustris,* die unter denselben Umständen lebhaft hin- und herschwanken und mit ihren Spreiten an einander stossen. Hierbei werden die grossen sehr lange zugespitzten Zähne, welche sich beim Zusammenstosse der Blätter sofort umbiegen, die Heftigkeit des Zusammenprallens mildern. Die in Rede stehenden Blätter, nämlich von *Q. ambigua* und *Q. palustris*, neigen

---

1) Siehe **Michaux**, Histoire des arbres forestiers de l'Amérique septentrionale.

einigermassen zum aruncoiden Typus, was sich äusserlich schon in den spitzen Blattzähnen und dem craspedodromen Nervenverlauf ankündigt. Sie sind auch im Verhältnisse zu denjenigen von *Quercus pedunculata* als dünne Blätter zu bezeichnen, was ebenfalls wieder auf die Beziehungen zum aruncoiden Typus hindeutet.

Sehr veränderlich, zwar nicht in der äusseren Gestalt, sondern in seinem inneren Bau, je nach dem sonnigen oder schattigen Stand. orte, ist, wie Stahl¹) gezeigt hat, das Blatt von *Fagus silvatica*- Die ganzrandige Spreite ist dadurch interessant, dass sie die Wellung der Seitenwandungen der Epidermiszellen sehr stark ausgeprägt zeigt, in besonders hohem Grade bei Exemplaren aus sehr schattigen Standorten.

Einer für Baumblätter auffallend dünnen Spreite begegnen wir bei *Acer platanoides,* bei welcher Pflanze, wie auch bei anderen dünnblättrigen Arten, die starke Wellung der Seitenwände der Oberhautzellen auf beiden Blattflächen auftritt. Ebenso verhält sich *Acer Pseudo-Platanus,* nur dass die Epidermiszellen etwas weniger stark gewellte Seitenwandungen auf der Oberseite des Blattes besitzen. Das dickste Blatt der drei in unserer einheimischen Flora häufigen Ahornarten, dasjenige von *Acer campestre,* weist auch die schwächste Wellung der Epidermiszellwände auf.

Bei der sehr dünnen Spreite von *Juglans regia* ist der Rand sehr stumpf gezähnt, die einzelnen Zähne sind weit von einander entfernt und in geringer Zahl vorhanden, so dass das Blatt von Weitem als ganzrandig erscheint. In jeden der sehr stumpfen Zähne läuft ein Seitennerv erster Ordnung bis zur Spitze und besteht somit craspedodromer Nervenverlauf. Die Spaltöffnungen, welche nach dem gewöhnlichen Typus gebaut sind, finden sich nur auf der Blattunterseite vor. Die Wandungen der Epidermiszellen sind auf beiden Blattflächen gewellt, ein weiteres Beispiel dafür, dass mit geringer Dicke des Blattes eine mehr oder weniger starke Wellung der Epidermiszellwände auch auf der Blattoberseite vorhanden ist.

In den folgenden Capiteln, besonders in dem über die Blattdicke, soll nun der Versuch gemacht werden, an der Hand des besprochenen Materials wenigstens einige der gefundenen Thatsachen biologisch zu beleuchten.

---

1) E. Stahl, Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Zeitschrift für Naturwissenschaft XVI. N. F. IX. 1. 2. Jena 1883.

Die Spaltöffnungen.

Für die Blätter unseres aruncoiden Typus ist, wie wir schon gesehen haben, die Anordnung des Spaltöffnungsapparates diejenige, die wir, als am verbreitetsten auftretend, die gewöhnliche genannt haben: besonders gestaltete Nebenzellen fehlen, die an die Schliesszellen stossenden drei bis fünf Zellen sind von den übrigen Epidermiszellen in keiner Weise verschieden (Fig. 2).

Es entsteht nun die Frage, ob in Familien, denen ein bestimmter von dem gewöhnlichen abweichender Spaltöffnungstypus zukommt, dieser letztere auch dann erhalten bleibt, wenn das Blatt unseren aruncoiden Typus annimmt oder doch sich demselben nähert.

Wir fassen zuerst die Familie der *Cruciferen* ins Auge, deren Vertreter in der grossen Mehrzahl der Fälle eine eigenthümliche Anordnung des Spaltöffnungsapparates zeigen, die als *Cruciferen*-Typus bezeichnet wird. Das charakteristische dieses Typus liegt darin, dass die Spaltöffnungen von drei Nebenzellen, die häufig auch eine andere Gestalt zeigen als die übrigen Epidermiszellen, umstellt sind, und zwar ist eine von den drei Nebenzellen kleiner als die beiden anderen. Am ausgeprägtesten findet man diesen Typus bei recht derben und dicken Blättern, beispielsweise bei *Crambe maritima, Arabis albida, Barbarea vulgaris.* Benecke[1]) hat gezeigt, dass diese und ähnliche Anordnungen den sogenannten Schrumpfblättern zukommen, so den dickblättrigen *Crassulaceen, Plumbaginaceen* u. s. w., überhaupt eine Anpassung derjenigen Xerophytenblätter ist, welche sich bei starkem Wasserverbrauch verkürzen und zusammensinken. Für das Blatt der submersen *Subularia aquatica*, welches nichts weniger als ein Schrumpfblatt ist, constatirte Benecke, dass die Epidermiszellen wie bei Monocotylen lang gestreckt und die dazwischen spärlich vorhandenen Spaltöffnungen frei von Nebenzellen sind.

Es gibt aber auch *Cruciferen,* die sich nicht so weit von dem gemeinsamen Familiencharakter entfernen, wie *Subularia aquatica* und doch keine echten Nebenzellen besitzen. Hierhin gehört das schmale lange eiförmig lanzettliche, am Rande gezähnte Blatt von *Hesperis matronalis.* Heinricher[2]), welcher diesen Fall beschreibt und abbildet, findet bei der Ausbildung der Epidermis der *Cruciferen* neben dem gewöhnlichen *Cruciferen*typus noch einen anderen als dessen Repräsentant gerade *Hesperis matronalis* genannt wird. Hier sind alle Epidermiszellen von annähernd gleicher Gestalt und zeigen mehr oder weniger gewellte Seitenwandungen. Echte Nebenzellen fehlen, aber es zeigt sich doch noch insofern der *Cruciferen*typus, als drei Oberhautzellen den Spaltöffnungsapparat begrenzen.

---

[1]) W. Benecke, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen, ein Beitrag zur Kenntniss ihres Baues und ihrer Function im pflanzlichen Organismus. Botan. Zeitg. 1892, 32—37, p. 4 ff.

[2]) Heinricher, Histologische Differenzirungen in der pflanzlichen Oberhaut. Graz 1887.

Bei *Lunaria rediviva,* die sich in Bezug auf Wellung wie *Hesperis matronalis* verhält, liegt nach meinen Beobachtungen der eigenthümliche Fall vor, dass zwischen den Spaltöffnungen, die nach *Cruciferen*art von drei Epidermiszellen umstellt sind, solche vom gewöhnlichen Typus vorkommen, nämlich mit vier angrenzenden Epidermiszellen. In Figur 4 ist bei a eine solche Spaltöffnung dargestellt, während bei b eine mit drei angrenzenden Oberhautzellen zu sehen ist. Das Blatt ist ja allerdings kein aruncoides, nähert sich aber doch unserem Typus am stärksten von allen einheimischen *Cruciferen.* Es ist doppelt gezähnt, nicht gesägt, der Nervenverlauf ist camptodrom, doch gehen feine Gefässbündelchen bis zur Spitze der Zähne, die mit zahlreichen Wasserspalten besetzt sind.

Weniger nahe dem *Aruncus*typus stehen die Blätter von *Dentaria digitata* und *Dentaria pinnata,* sie haben feingesägten Blattrand, sind aber schon etwas dicker als bei *Lunaria rediviva.* Den *Cruciferen*typus zeigen sie aber auch in keiner Weise scharf ausgeprägt; die drei Epidermiszellen, welche die Schliesszellen umstehen, unterscheiden sich in nichts von den übrigen.

Es ergibt sich also aus dem Erwähnten, dass, je mehr sich die Blätter unserer *Cruciferen* dem aruncoiden Typus nähern, desto weniger scharf der *Cruciferen*typus der Stomata ausgebildet ist. Der *Cruciferen*typus ist eben das Anpassungsmerkmal eines Schrumpfblattes, wie dies ja Benecke so klar gezeigt hat; die Blätter des aruncoiden Typus sind aber Alles andere eher als Schrumpfblätter.

In der Familie der *Labiaten,* bei welchen gewöhnlich zwei oder seltener mehrere Epidermiszellen quer zum Spalte orientirt sind, fehlt es nicht an Ausnahmen von dieser Regel. Es kommen solche, wie Vesque dies schon längst konstatirt hat, bei *Teucrium Scordium* vor, wo auch Spaltöffnungen von gewöhnlichem Typus neben den anderen zerstreut liegen. Ich fand dieses auch noch bei *Galeopsis ochroleuca* und *G. Tetrahit, Lamium album*, *Stachys recta* und *Plectranthus glaucocalix.* Von diesen Blättern nähert sich dasjenige von *Lamium album* am meisten dem aruncoiden Typus. Bei den *Labiaten* finden wir also fast keine engeren Beziehungen zwischen Spaltöffnungstypus und Blattform.

Wenn also die Beziehungen zwischen Spaltöffnungstypus und aruncoider Spreitenbeschaffenheit nur lockere zu sein scheinen, so steht dagegen die Vertheilung der Stomata über die Blattfläche unverkennbarer im Zusammenhange mit dieser Blattform.

Besonders interessant ist hier der Vergleich nahe verwandter Pflanzen, von denen die einen aruncoide, die anderen davon abweichende Blattspreiten haben. Bemerkenswerth ist das Verhalten zweier einheimischer *Dipsacaceen, Dipsacus silvestris* und *Cephalaria pilosa.* Letztere trägt Blattspreiten, die wir zu unserem Typus rechnen können. Der Rand ist gesägt, der Nervenverlauf craspedodrom, vor Allem aber ist das Blatt ein zartes und dünnes, wodurch es sich wesentlich von denjenigen des *Dipsacus silvestris* unterscheidet. Der Rand dieses dickeren derben Blattes ist gekerbt und nicht gesägt, ausserdem entfernt es sich durch camptodromen Nervenverlauf weit vom aruncoiden Typus. Im Zusammenhange mit dieser Dicke und Festigkeit steht denn wohl auch das Vorkommen der Spaltöffnungen, welche auch auf der Oberseite der Spreite zu finden sind. *Dipsacus silvestris* ist eine Pflanze, die an wüsten, sonnigen Stellen häufig wächst, die zu Zeiten Ueberfluss an Wasser besitzen, dann aber oft Wochen lang grosser Dürre ausgesetzt sind, so auf Brachen, Triften, an Bächlein, die im Hochsommer versiegen, kurz an Orten, wo die zartblättrige *Cephalaria pilosa* sicherlich zu Grunde gehen würde. Die Letztere besiedelt denn auch ganz andere Localitäten, besonders gerne Bachufer im Schatten von Gebüschen in Wäldern u. s. w. Es zeigt sich in diesem Vorkommen eine Analogie mit *Aruncus* und können wir hier schon darauf hinweisen, dass die Pflanzen mit aruncoiden Blattspreiten vornehmlich Bewohner schattiger Orte sind.

Bei Besprechung der *Umbelliferen* hatten wir schon in *Archangelica officinalis* eine Pflanze gefunden, deren Blatt einem aruncoiden zwar nicht unähnlich ist, sich aber durch die bedeutende Dicke davon entfernt. Im Gegensatze zu den dünnen *Umbelliferen*spreiten ist die Oberfläche der *Archangelica*spreiten mit allerdings nicht zahlreichen Spaltöffnungen versehen; ein neues Beispiel dafür, dass bei krautigen Gewächsen Stomata auf der Blattoberseite vornehmlich bei dicken Blättern vorkommen.

Zu ähnlichen Ergebnissen gelangen wir bei Betrachtung von *Ranunculaceen.* Wir hatten (Seite 8) die aruncoide, nur oberseits Spaltöffnungen führende Spreite von *Actaea spicata* in Gegensatz gestellt zu derjenigen von *Ranunculus aconitifolius,* bei welcher auch auf der Oberseite der gelappten Blätter Stomata, allerdings in geringerer Anzahl, vorhanden sind. Das Blatt dieser Pflanze, wenn auch nicht durch besondere Dicke hervortetend, übertrifft hierin doch um ein Beträchtliches dasjenige von *Actaea spicata.* Dasselbe wie für *Ranunculus aconitifolius* gilt für andere gleichfalls etwas fleischige dickblättrige Arten derselben Familie: *Ranunculus repens, R. Ficaria*, *Caltha palustris,* deren Spreiten auf ihrer Oberseite mit Spaltöffnungen ausgerüstet sind.

Eine grosse Menge anderer krautiger Gewächse und zwar fast ausschliesslich solche mit relativ dicken Blättern, zeigen dasselbe Verhalten: *Erysimum odoratum, Sisymbrium strictissimum, Arabis albida, Crambe maritima, Chrysosplenium oppositifolium, Heracleum Sphondylium, Taraxacum officinale, Senecio vulgaris, Senecio nemorensis, Valeriana Phu, Valerianella carinata, Menyanthes trifoliata, Linaria cymbalaria* u. v. a. Die meisten dieser Arten sind nicht nur durch grössere Dicke, sondern auch durch mehr oder weniger fleischige Consistenz der Blattspreiten ausgezeichnet. Sie zeigen also hierin eine Annäherung an die Blattsucculenten, die ebenfalls auf beiden Blattseiten Stomata führen. Bei allen typisch aruncoiden Blättern ist dagegen die dünne Spreite von rein krautiger, zarter Beschaffenheit. Wenn abgeschnitten, welkt und vertrocknet sie äusserst rasch, rascher als dies bei den meisten anderen Gewächsen der Fall ist. Dieser Umstand deutet, wie auch das Wurzeln in feuchtem Boden und das Vorkommen an meist schattigen Standorten, auf eine beträchtliche Transpirationsgrösse.

Bekannt ist auch, dass alle Blätter unseres aruncoiden Typus sich im tiefen Waldesschatten genau horizontal, also senkrecht zu dem von oben kommenden Lichte, einstellen. Unter denselben Verhältnissen richten sich die lichtbedürftigen Spreiten mancher anderer Pflanzen, z. B. von *Taraxacum officinale, Plantago major* und *Plantago media* vertical auf. Da die Blätter der zuletzt genannten Pflanzen im Gegensatz zu den horizental gestellten aruncoiden Blättern Stomata in grösserer Zahl auf der Oberseite besitzen, so wäre bei weiteren Untersuchungen darauf zu achten, wie weit Lichtstimmung der Blätter und Vertheilung der Stomata auf den beiden Spreitenflächen im Zusammenhang mit einander stehen.

Die Blattspreiten unserer einheimischen Bäume führen meist nur auf der Unterseite Spaltöffnungen. Francis Darwin[1]), welcher bei einer grösseren Anzahl von Pflanzen die Vertheilung der Stomata über die beiden Blattflächen untersucht hat, gibt bloss für Arten der Gattung *Populus* das Verkommen zahlreicher Spaltöffnungen für die Blattoberseite an. Bei *Populus nigra* fand er das Zahlenverhältniss $\frac{54}{313}$, bei *Populus pyramidalis* $\frac{11-12}{40-46}$; noch grösser ist das proportionale Verhältniss bei *Populus Carolinae* $\frac{263}{405}$ und *P. monilifera* $\frac{89}{131}$. Die Spreiten der Arten, die ich untersucht habe, sind derb und von ziemlich beträchtlicher Dicke. Die dünnsten Spreiten (0,15 mm) fand ich bei *Populus tremula* und *P. nigra,* von welchen die erstere bloss unterseits Stomata führt, während bei der anderen das Zahlenverhältniss $\frac{54}{313}$ besteht; *P. dilatata* mit dem Zahlenverhältnisse $\frac{55}{270}$ zeigte eine Dicke von 0,23 mm, und die oberseits sehr spaltöffnungsreiche $\left(\frac{89}{131}\right)$ Spreite von *P. monilifera* erreichte die ebenfalls beträchtliche Dicke von 0,21 mm. Es wiederholt sich also hier dieselbe Beziehung zwischen Blattdicke und Vertheilung der Stomata wie wir sie bei verschiedenen krautigen Gewächsen gefunden haben.

---

[1]) Francis Darwin, On the Relation between the „Bloom“ on Leaves and the Distribution of the Stomata. Extracted from the Linnean Society's Journal. Botany, vol. XXII.

Von Interesse ist in dieser Hinsicht auch das Verhalten der Weiden. Bei unseren schmal- oder dickblättrigen Weiden, die Bewohner von Flussufern und Sümpfen sind und den Waldesschatten fast gänzlich meiden, finden sich beiderseits geradewandige Oberhautzellen und Stomata auch auf der Blattoberseite. So verhält sich unter anderen *Salix fragilis* (0,17 mm dick), auf deren Blattoberseite man den Spaltöffnungen nicht nur auf dem Mittelnerven, sondern auch über dem Blattparenchym, allerdings in geringerer Anzahl als auf der Unterseite, begegnet. Gleiches gilt auch für *Salix babylonica* (0,21 mm dick).

Ganz anders ist das Verhalten der breitblättrigen *Salix Caprea* (0,13 mm dick), die in Wäldern, an feuchten Bergabhängen und ähnlichen Localitäten wächst. Das breite, eiförmige Blatt mit camptodromem Nervenverlauf und glattem oder nur sehr schwach ausgeschweiftem Rande ist beinahe um die Hälfte dünner als bei den vorher erwähnten dickblättrigen Species. Hiermit Hand in Hand finden wir die Oberseite frei von Spaltöffnungen, auch auf dem Mittelnerven konnte ich keine entdecken. In der Wellung der Epidermiszellwände stimmt dieses Blatt aber mit den dicken Weidenblättern überein, allerdings kann man auf der Unterseite der behaarten Spreiten eine sehr schwache Wellung wahrnehmen, die aber nicht bei allen Oberhautzellen wiederkehrt. Eine etwas stärkere, aber immer noch sehr schwache Wellung zeigt das dünne Blatt der ebenfalls allein unterseits Stomata führenden *Salix cinerea* (0,10 mm dick), die oft die Standorte mit *Salix Caprea* theilt. Dagegen findet man bei der grossen, breiten, eiförmigen, sehr dünnen, auch nur auf der Unterseite mit Spaltöffnungen versehenen Spreite der alpinen *Salix helvetica* (0,09 mm dick), die in feuchten Gebirgsschluchten wächst, auf der Blattunterseite eine ziemlich starke Wellung der Epidermiszellen.

Die mechanischen Verhältnisse.

Im Verlaufe unserer Darstellung hatten wir schon des Häufigeren Gelegenheit, auf die Consistenz und besonders die Dicke der uns jeweilig beschäftigenden Blattspreiten aufmerksam zu machen. Wir hatten öfter schon Beziehungen gefunden zwischen der Blattdicke und der Vertheilung der Stomata, indem wir feststellen konnten, dass mit dem Auftreten von Spaltöffnungen auf der Blattoberseite zugleich häufig eine grössere Dicke verbunden ist.

Es folgt nun eine Tabelle von Messungen der Dicke aruncoider wie auch anderer zum Vergleich herbeigezogener Blätter. Die Messungen wurden mit dem Ocularmikrometer ausgeführt, als Dickeneinheit wurde $^1/_{100}$ mm angenommen. Fast alle der angeführten Werthe habe ich selbst ermittelt, nur einige wenige mit einem * bezeichneten habe ich den Angaben Blohm's[1]) entnommen.

Spiraea Ulmaria	0,09 mm
Rubus Idaeus	0,09 „
Teucrium Scordium	0,09 „
Urtica dioica (Schattenblatt)	0,09 „
Corylus Avellana (Schattenblatt)	0,09 „
Carpinus Betulus (Schattenblatt)	0,09 „
Fagus silvatica (Schattenblatt)	0,09 „
Salix helvetica (Schattenblatt)	0,09 „
Aruncus silvester	0,10 „
Acer platanoides	0,10 „
*Stachys germanica	0,10 „

---

1) Ernst Blohm, Untersuchungen über die Dicke des assimilirenden Gewebes bei den Pflanzen. Inaug.-Diss. Kiel 1895.

Ulmus effusa (Schattenblatt)	0,10	mm
Ostrya carpinifolia (Schattenblatt)	0,10	„
Viburnum Opulus (Schattenblatt)	0,10	„
Salix cinera	0,10	„
*Oxalis Acetosella	0,11	„
*Circaea lutetiana	0,11	„
*Mercurialis perennis	0,11	„
Acer Pseudo-Platanus	0,12	„
Galium Aparine	0,12	„
Aesculus Hippocastanum	0,12	„
Rosa centifolia	0,12	„
Chrysanthemum corymbosum	0,12	„
Lamium album	0,12	„
Stachys sylvatica	0,12	„
Plectranthus glaucocalix	0,12	„
Vaccinium Myrtillus	0,12	„
Carpinus Betulus (Halbschatten)	0,12	„
Quercus ambigua	0,12	„
Agrimonia Eupatoria	0,13	„
Rosa rubrifolia	0,13	„
Stellaria Holostea	0,13	„
Chaerophyllum aromaticum	0,13	„
Salix Caprea	0,13	„
*Potentilla alba	0,14	„
Viburnum Lantana	0,14	„
Actaea spicata	0,15	„
Geum urbanum	0,15	„
Sambucus nigra	0,15	„
Viola odorata	0,15	„
Heracleum Sphondylium	0,15	„
Laserpitium latifolium	0,15	„
Imperatoria Ostruthium	0,15	„
Cephalaria pilosa	0,15	„
Phyteuma spicatum	0,15	„
Campanula nobilis	0,15	„
Fraxinus Excelsior	0,15	„
Stachys recta	0,15	„
Urtica pilulifera (Sonnenblatt)	0,15	„
Pirola secunda	0,15	„
Morus alba	0,15	„

Acer campestre	0,15 mm
Castanea chinensis	0,15 „
Betula alba	0,15 „
Quercus pedunculata (Schattenblatt)	0,15 „
Quercus Prinus (Schattenblatt)	0,15 „
Populus tremula	0,15 „
Populus nigra	0,15 „
Campanula Trachelium	0,16 „
Veronica prostrata	0,16 „
Viburnum Opulus (Sonnenblatt)	0,16 „
Vaccinium Vitis Idaea	0,16 „
Vaccinium uliginosum	0,16 „
Humulus Lupulus	0,16 „
Sanguisorba officinalis	0,17 „
Prunus avium	0,17 „
Dipsacus silvestris	0,17 „
Urtica dioica (Sonnenblatt)	0,17 „
Salix fragilis	0,17 „
Spiraea Filipendula	0,18 „
Potentilla anserina (Sonnenblatt)	0,18 „
Sisymbrium Alliaria	0,18 „
Scrophularia nodosa	0,18 „
*Fagus silvatica	0,18 „
Lycopus europaeus (Sonnenblatt)	0,18 „
Corylus Avellana (Sonnenblatt)	0,18 „
Galeobdolon luteum	0,18 „
Pirola uniflora	0,18 „
Dentaria pinnata	0,19 „
Lunaria rediviva	0,19 „
Potentilla Tormentilla (Sonnenblatt)	0,19 „
Pimpinella magna	0,19 „
Calamintha grandiflora	0,19 „
Archangelica officinalis	0,20 „
Peucedanum verticillare	0,21 „
Taraxacum officinale	0,21 „
Campanula persicifolia	0,21 „
Betonica officinalis	0,21 „
Carpinus Betulus (Sonnenblatt)	0,21 „
Salix babylonica	0,21 „
Populus monilifera	0,21 „

Veronica Chamaedrys	0,22 mm
Veronica spicata	0,22 „
Veronica Buxbaumii	0,22 „
*Epilobium angustifolium	0,23 „
Cirsium oleraceum	0,23 „
Populus dilatata	0,23 „
Hedera Helix	0,24 „
*Teucrium Chamaedrys	0,24 „
Viburnum Lautana (Sonnenblatt)	0,25 „
Asarum europaeum	0,25 „
*Scorzonera hispanica	0,25 „
*Digitalis purpurea	0,25 „
Pirola chloranta	0,25 „
Sambucus nigra (Sonnenblatt)	0,26 „
Campanula glomerata	0,27 „
*Ranunculus Ficaria	0,28 „
Campanula rapunculoides	0,30 „
*Helleborus niger	0,30 „
Galeopsis ochroleuca	0,31 „
Plantago media	0,31 „
*Plantago lanceolata	0,34 „
*Borago officinalis	0,37 „
Scolopendrium officinarum	0,37 „
Ophioglossum vulgatum	0,45 „
Botrychium Lunaria	0,45 „
Ilex Aquifolium	0,48 „
Aspidium Lonchitis	0,48 „
Saxifraga umbrosa	0,71 „
*Sedum boloniense	0,85 „
*Plantago maritima	1,05 „
*Crambe maritima	1,15 „

Aus obiger Tabelle ist sofort ersichtlich, dass die aruncoiden Spreiten, die durch Cursivschrift hervorgehoben sind, zum weitaus grössten Theile zu den dünnsten der einheimischen Flora gehören. Durch beträchtliche Dicke zeichnen sich nur die an recht sonnigen Standorten zur Entfaltung gekommenen Spreiten aus (z. B. *Sambucus, Carpinus).* Ferner ergibt sich bei genauer Betrachtung der Tabelle, dass die dünnsten und zahlreichsten der aruncoiden Blätter Schattenpflanzen angehören, zum Mindesten solchen Gewächsen, deren bevorzugte Standorte schattige Plätze sind.

Mit diesem Vorkommen im Schatten gehen manche Erscheinungen Hand in Hand. So zunächst die Blattdicke. Stahl[1]) hat diesen Verhältnissen eine durchgreifende Untersuchung gewidmet. Er unterscheidet zunächst ausgesprochene Schattenpflanzen, die sonnige Standorte durchaus meiden, so *Oxalis Acetosella* und *Epimedium alpinum*, deren Blätter wenig plastisch sind. Von *Oxalis Acetosella* schreibt er p. 5: „Das Mesophyll ist zusammengesetzt aus drei Zelllagen, von denen die beiden untersten aus flachen Sternzellen bestehen, welche durch lange Arme miteinander verbunden sind. An die Epidermis der Oberseite grenzen trichterförmige Zellen, die wir mit Haberlandt als Trichterzellen bezeichnen wollen. In diesen Trichterzellen nehmen die Chlorophyllkörner eine zwischen Profil- und Flächenstellung intermediäre Lage ein, während in den Schwammzellen sowohl Flächen- als Profilstellung möglich ist. Ein grosser Theil des Blattinnern ist durch die Intercellularräume eingenommen. Dies der Bau des Parenchyms an schattigen Standorten; kaum verschieden ist derselbe bei denjenigen Blättern, die sich bei intensiver Beleuchtung entwickelt haben: die Blätter sind wenig plastisch, sie behalten auch unter den veränderten Bedingungen die dem schattigen Standorte angepasste Struktur bei."

Stahl (l. c. p. 6) unterscheidet weiter eine andere Gruppe von Pflanzen, die sowohl schattigen als sonnigen Standort ertragen können. „Im Gegensatze zu den Schattenpflanzen finden wir bei der Mehrzahl der Dicotylenblätter ein weitgehendes Anpassungsvermögen, das sich sowohl in der schwankenden Blattgrösse, als in der veränderlichen inneren Struktur offenbart." Es werden dann einige der auffallendsten Beispiele besprochen, unter anderen die Buche, für welche festgestellt wurde, dass bei Spreiten, die unter extremen Beleuchtungsbedingungen erwachsen waren, die Dicke eines Sonnenblattes das dreifache derjenigen eines Schattenblattes betragen kann. Gegenüber diesen, von verschiedenen anderen Beobachtern bestätigten Angaben schreibt Blohm[2]): „Erwähnen möchte ich noch, dass von *Fagus silvatica* und *Lamium album* sowohl Blätter, die dem directen Sonnenlicht ausgesetzt waren, untersucht wurden, wie auch solche, die völlig im Schatten standen. Jedoch wurden bei beiden keine wesentlichen

---

[1]) E. Stahl, Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Zeitschrift für Naturwissenschaft XVI. N. F. IX, 1. 2. Jena 1883.

[2]) Untersuchung über die Dicke des assimilirenden Gewebes bei den Pflanzen. Inaug.-Dissert. Kiel 1895. p. 12.

Differenzen in der Färbung, noch in der Dicke der Assimilationsschicht bemerkt.“ Leider enthält sich Blohm näherer Angaben über die Blattdicke der Sonnen- und Schattenformen. Jedenfalls beruht seine Behauptung auf unzulänglichen Beobachtungen, denn ich habe eine ganze Reihe der verschiedensten Blattspreiten von sonnigen und schattigen Standorten auf ihre Dicke hin untersucht und meist, wie auch andere Forscher dargethan haben, ein beträchtliches Schwanken der Blattdicke feststellen können. So betrug bei *Urtica dioica* die Dicke eines Schattenblattes 0,09 mm, eines Sonnenblattes 0,17 mm, also beinahe das Doppelte. Blohm erwähnt für *Fagus silvatica* eine Blattdicke von 0,18 mm, ich fand für ein im tiefen Waldesschatten gewachsenes Blatt 0,09 mm, also die Hälfte. Bei *Corylus Avellana* ermittelte ich als Dicke eines Schattenblattes 0,09 mm, eines Sonnenblattes 0,18 mm. Bei *Carpinus Betulus* betrug die Dicke der Blattspreite im tiefen Schatten 0,09 mm, in etwas lichterem Schatten 0,12 mm und bei einer an der Sonne erwachsenen Spreite 0,21 mm. Ferner stellte sich als Dicke für ein Schattenblatt von *Sambucus nigra* 0,15 mm heraus, für ein Sonnenblatt 0,26 mm. Aehnliche Unterschiede fanden sich bei vielen Blättern und es könnte die Zahl der Beispiele um ein Beträchtliches vermehrt werden.

Hier ist der Platz noch eines anderen, schon von anderen Forschern¹) beobachteten, mehr oder weniger hervortretenden Unterschiedes zwischen Sonnen- und Schattenformen einer und derselben Pflanzenart zu gedenken. Bei Schattenblättern von *Corylus Avellana* fand ich auf beiden Seiten der Spreite gewellte Epidermiszellwandungen. Es war also auch auf der Blattoberseite die Wellung, allerdings etwas schwächer, vorhanden; bei dem doppelt so dicken Sonnenblatte wurde dieselbe dagegen fast ganz vermisst. Ein ähnliches Verhalten traf ich bei den Blattspreiten von *Carpinus Betulus,* wo auf beiden Seiten eine starke Wellung der Epidermiszellwände besteht, welche jedoch bei einem in starker Beleuchtung erwachsenen Blatte lange nicht in dem Maasse ausgeprägt war als bei einer im Schatten zur Ausbildung gelangten Spreite.

Am auffallendsten gestalteten sich jedoch die Unterschiede in besagter Richtung bei *Viburnum Lantana.* Bei einem Schattenblatte, dessen Dicke 0,14 mm betrug, waren die Seitenwände der Oberhautzellen auf beiden Blattflächen stark gewellt, bei einem 0,25 mm

---

1) F. W. C. Areschoug, Ueber die physiologischen Leistungen und die Entwickelung des Grundgewebes des Blattes. Kongl. fysiografiska sällskapets i Lund Handlingar 1897.

dicken Sonnenblatte war die Wellung eine äusserst geringe und merkwürdiger Weise auf der behaarten Unterseite der Spreite noch schwächer als auf der Oberseite.

Da ein Zusammenhang zwischen Blattdicke und Stärke der Wellung zu bestehen scheint, indem diese mit zunehmender Dicke des Blattquerschnittes schwächer wird, so verdient hier die Frage erörtert zu werden, ob nähere Beziehungen zwischen Querschnitt der Spreiten und Wellung vorhanden sind und zwar der Art, dass letztere nur dünneren Blättern zukommt, dickeren dagegen fehlen möchte.

Auf diese Voraussetzung hin wurden die Blätter von verschiedenen Pflanzen, vornehmlich dickere Blattspreiten untersucht, wobei sich herausstellte, dass bei nicht wenigen Arten stark gewellte Epidermiszellwände vorkommen. Es ist dies besonders der Fall bei ausgesprochenen Schattenpflanzen. So fand ich bei einem 0,25 mm dicken Blatte von *Asarum europaeum* beiderseits Wellung, die nur oberseits schwächer ausgeprägt war als auf der Unterseite. Das ebenfalls dicke (0,24 mm) und derbe *Epheu*blatt hat auf beiden Flächen stark gewellte Oberhautzellwände. Ebenso verhalten sich die gleichfalls dicken Blattspreiten einiger anderer Pflanzen, von denen besonders die schon von Areschoug (l. c.) besprochene *Saxifraga umbrosa* erwähnenswerth ist. Die Dicke einer succulenten Spreite betrug nicht weniger als 0,71 mm und trotzdem zeigten die Epidermiszellwände auf der Blattunterseite über den Spaltöffnungsgruppen starke Wellung.

Aus diesen Thatsachen geht hervor, dass die Wellung der Oberhautzellwände mit anderen Eigenthümlichkeiten als der blossen Blattdicke verknüpft sein muss: sie findet sich, wie Areschoug (l. c. S. 9. u. ff.) gezeigt hat, in besonders schöner Ausbildung dort, wo das daran grenzende Assimilationsgewebe einen in hohem Grade lacunösen Charakter trägt. Wenn also bei einer und derselben Art die Schattenblätter die Wellung stärker erkennen lassen als die Sonnenblätter, so hängt dies offenbar mit der bei ihnen vorhandenen stärkeren Entwickelung der Intercellularräume zusammen.

Sehr instruktiv ist in dieser Beziehung das Verhalten der namentlich in schattigen Wäldern gedeihenden *Pirola*-Arten. Von den drei untersuchten *Pirolen* besitzt *Pirola chlorantha*, das dickste Blatt, mit 0,25 mm. Die Epidermiszellwände sind auf beiden Blattseiten gewellt, oben etwas schwächer als unten. Das Mesophyll besteht aus kurzen Pallisaden und englumigen dichtem Schwammgewebe. Das feste, derbe, lederartige Blatt von *Pirola secunda* zeigt die oberseitige Epidermis, zusammengesetzt aus Zellen mit dünnen, sehr stark gewellten Wandungen. Auf der Unterseite des Blattes scheint die Wellung eine etwas geringere zu sein, dafür sind aber hier die Zellwände um ein Beträchtliches dicker als oberseits und haben in das Zelllumen vorspringende Leisten. Die Dicke des Blattes beträgt 0,15 mm. Das Mesophyll erweist sich bei diesem Blatte als gänzlich undifferenzirt. Es besteht aus vier bis sechs Reihen länglicher der Blattfläche parallel gelagerter Zellen. Die 0,18 mm starke Spreite von *Pirola uniflora* zeigt dieselbe Ausbildung des Mesophylls wie *Pirola secunda* und zugleich tritt auf beiden Blattflächen eine sehr starke Wellung der Epidermiszellen auf (Fig. 5).

Ebenso findet man bei dem 0,24 mm starken Blatte von *Hedera Helix* beiderseits stark gewellte Oberhautzellwände. Es besteht das Mesophyll hier aus Palissaden- und Schwammzellen; erstere sind sehr weitlumig und lassen relativ weite Intercellularräume zwischen sich. Es findet sich also auch hier ein verhältnissmässig lockeres Gewebe und damit in Verbindung beiderseits gewellte Epidermiszellwände.

Ein ähnliches Verhalten wiederholt sich bei *Asarum europaeum,* dessen 0,25 mm dicke Spreite weitlumiges Palissadenparenchym aufweist, womit wiederum eine schwache Wellung der oberseitigen Epidermiszellen zusammenhängt.

Sehr instructive Beispiele für diese Fragestellung liefern die Farne, deren wechselndes Verhalten, je nach dem sie an sonnigen, trockeneren oder schattigen, feuchteren Standorten zur Entwickelung gelangt sind, durch zwei Schüler Areschoug's (l. c.) geschildert worden ist. Die Fiedern des äusserlich recht derb und fest erscheinenden Wedels von *Aspidium Lonchitis* zeigen auf dem Querschnitte die beträchtliche Dicke von 0,48 mm. Bei dieser Beschaffenheit könnte man geradewandige Oberhautzellen erwarten. Sie sind aber auf beiden Blattflächen stark gewellt. Die Struktur des Mesophylls erklärt dieses: Mit Ausnahme eines sehr niedrigen schwach ausgebildeten Palissadenparenchymes, das kaum noch diese Bezeichnung verdient, besteht das ganze Blattinnere aus sehr lockerem Schwammgewebe (Fig. 6).

Das Extrem in dieser Ausbildung finden wir aber bei dem Blatte von *Scolopendrium officinarum.* Es hat trotz einer Dicke von 0,37 mm auf Ober- wie auf Unterseite gewellte Epidermiszellwände. Auch hier finden wir das ganze Mesophyll aus sehr lockerem Schwammgewebe aufgebaut, dessen Sternzellen zwischen ihren Armen sehr weite Intercellularräume übrig lassen. Von echten Palissaden ist keine Spur vorhanden.

Ein einigermaassen abweichendes Verhalten zeigen die auch sonst von den Farnen durch ihre Blattbeschaffenheit nicht unwesentlich abweichenden *Ophioglossum vulgatum* und *Botrychium Lunaria.* Die zungenförmige Spreite der ersteren Pflanze zeigt bei einer Dicke von 0,45 mm auf ihren beiden Seiten sehr stark gewellte Epidermiszellwände. Auf dem Querschnitte sieht man, dass das Mesophyll in seiner ganzen Ausdehnung aus sehr lockerem Schwammparenchym besteht, woraus sich die starke Wellung wohl begreifen lässt. Die gefiederte Spreite von *Botrychium Lunaria* hat bei derselben Dicke gerade Seitenwände der Oberhautzellen, und doch besteht das Mesophyll nur aus Schwammgewebe, das aber bei Weitem nicht so locker gebaut ist wie dasjenige von *Ophioglossum vulgatum.* Ich glaube, dass sich dieses verschiedene Verhalten der beiden nahe verwandten Gewächse aus ihrem so verschiedenen Standorte begreifen lässt. *Ophioglossum vulgatum* ist ein Bewohner sumpfiger Wiesen, wo starke durch lockeres Mesophyll beförderte Transpiration nothwendig ist. *Botrychium Lunaria* dagegen wächst an sonnigen, meist auch trockeneren Orten, an Waldrändern und auf Triften, wo eine festere Blattconsistenz jedenfalls von Vortheil sein wird. Daher ist auch das Schwammparenchym hier bei weitem nicht so locker, das Blatt nähert sich dem Xerophytentypus und gehört vielleicht auch zu den Schrumpfblättern, denen gewellte Epidermiszellwände abgehen. Bei unseren einheimischen Schrumpfsucculenten aus den Gattungen *Sedum* und *Sempervivum* fehlt thatsächlich die Wellung fast gänzlich.

Die angeführten Beispiele liefern eine Bestätigung für die bereits erkannte Bedeutung¹) der Wellung der Seitenwandungen der Oberhautzellen. Die Verzahnung muss dazu beitragen, die Festigkeit des Blattes in tangentialer Richtung zu erhöhen, und falls ein Einreissen vom Rande her eintritt, wird der Widerstand gegen weiteres Eindringen des Risses bei der in Rede stehenden Zellform grösser sein, als wenn die Zellen ebenwandig wären. Das besonders starke Hervortreten der Wellung bei den Epidermiszellen der Blattunterseite, die schwächere Ausprägung, ja das häufige Fehlen derselben auf der Oberseite, steht mit der verschiedenen Ausbildung der an die beiderseitigen Oberhäute grenzenden Zellformen im Zusammenhang. Die durch die Verzahnung der Epidermiszellen bedingte höhere Festigkeit ist aus naheliegenden Gründen viel wichtiger dort, wo die Epidermis als schützende Decke über einem lücken-

---

1) G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie p. 103. Areschoug (l. c.).

reichen Gewebe auftritt, wie es das Schwammparenchym darstellt, als über dem fester gefügten Palissadenparenchym.

Wo die Festigkeit der schützenden Oberhaut durch dicke Zellwände erzielt wird, wie dies namentlich bei immergrünen Laubblättern der Fall ist, z. B. bei *Vaccinium Vitis Idaea,* kann die Wellung zurücktreten oder ganz fehlen. Bei genannter Pflanze sind die sehr dicken von Tüpfeln durchzogenen Zellwände der Epidermis nur auf der Blattunterseite über dem lockerem Schwammparenchym schwach gewellt. Gar keine Wellung, weder ober- noch unterseits, zeigen die sehr dicken Epidermiszellwände bei *Vaccinium uliginosum,* während die zarte sommergrüne Spreite von *Vaccinium Myrtillus* beiderseits durch starke Wellung ausgezeichnet ist. Hier ist auch das Palissadenparenchym nur kurz und sehr locker, das Schwammgewebe stark ausgebildet.

Ebenfalls sehr dicke Zellwände besitzt die oberseits noch durch eine Lage dickwandiger Zellen verstärkte Oberhaut von *Ilex Aquifolium;* selbst über dem Schwammgewebe fehlt hier die Wellung, oder es sind nur Spuren davon wahrzunehmen. Ebenso haben die sehr derben Spreiten von *Buxus sempervirens* und *Nerium Oleander* ebenwändige Epidermiszellen.

Im Vorhergehenden haben wir uns der Ansicht angeschlossen, dass die Verzahnung der Epidermiszellen einen Schutz gegen das Einreissen der Blätter darstellte. Eine ähnliche Bedeutung dürfte dem gesägten Blattrande, der ja für den aruncoiden Typus, von dem wir ausgegangen sind, charakteristisch ist, zukommen. Es muss nämlich auffallen, dass diese Ausbildung des Blattrandes besonders bei zarten, dünnen Spreiten vorkommt; gehören doch die aruncoiden Blätter zu den dünnsten in der einheimischen Pflanzenwelt. Beim Aneinanderstossen der durch Wind oder anderweitige Ursachen in unsanfte Berührung gekommenen Blattspreiten müssen die Blattzähne gewissermaassen als Puffer dienen. Sie biegen sich um und erschweren durch Milderung des Stosses das Zustandekommen eines Risses. Jedenfalls ist eine zarte und dünne Spreite viel eher einem Zerrissenwerden ausgesetzt als eine derbe, und daher ist es für wahrscheinlich zu halten, dass der bei derartig beschaffenen Blättern so häufig auftretende gezähnte Rand im Zusammenhang mit anderen Einrichtungen als ein Schutzmittel gegen das Einreissen anzusehen ist.

Um den Widerstand, den die Laubblätter dem Durchreissen entgegensetzen, zu messen, wurden folgende Versuche ausgeführt. Aus den Blättern wurden gleichbreite Streifen in einiger Entfernung und parallel dem Rande herausgeschnitten und zwischen Korklamellen festgeklemmt. Das eine Ende wurde an einem Stativ befestigt, an das andere Ende wurde eine leichte Wagschaale zur Aufnahme der Gewichte gehangen und sodann konstatirt, bei welchem Gesammtgewichte der Blattstreifen riss.

Es rissen:

Urtica pilulifera	bei	14	g	Beschwerung
Corylus Avellana	„	16	„	„
Sambucus nigra	„	21	„	„
Stachys silvatica	„	23	„	„
Fraxinus excelsior	„	24	„	„
Mercurialis annua	„	25	„	„
Prunus cerasus	„	27	„	„
Tilia ulmifolia	„	31	„	„
Frangula Alnus	„	34	„	„
Cornus sanguinea	„	37	„	„
Alnus glutinosa	„	39	„	„
Cytisus Laburnum	„	42	„	„
Morus alba	„	46	„	„
Carpinus Betulus	„	51	„	„
Plantago media	„	54	„	„
Chelidonium majus	„	57	„	„
Ligustrum vulgare	„	70	„	„
Acer Pseudo-Platanus	„	74	„	„
Syringa vulgaris	„	79	„	„
Quercus pedunculata	„	80	„	„

Man ersieht aus diesen allerdings rohen Versuchen, dass die dünnen gesägten aruncoiden Blätter viel leichter zerreissen als die mit anders beschaffenem Rande. Benutzt man zu den Versuchen Randstreifen, so erfolgt das Reissen stets in den Spitzen der von den Zähnen gebildeten Winkeln, welche hier nicht durch besondere mechanische Elemente geschützt sind. Man kann also den aruncoiden Blattrand gewissermaassen als ein Correctiv des zarten Baues der dünnen, leicht verletzbaren Spreite ansehen.

Bemerkenswerth ist auch, dass bei den Blättern dieses Typus sehr häufig eine andere von Kny[1]) gewürdigte Struktureigenthümlichkeit angetroffen wird, wir meinen die Hervorwölbung des Blattgewebes zwischen den Bündelauszweigungen dünner zarter Laubblätter. Es stellen nach genanntem Forscher diese Facetten zwischen den Bündelauszweigungen geradezu Gewölbe dar, welche bei auffallendem Regen oder Hagel den Stoss paralysiren. Kny schreibt hierüber p. 209: „Diese Gefahr (nämlich die des Zerquetschtwerdens der Zellen durch Hagel etc.) wird nun dadurch erheblich vermindert, dass die Epidermis- und Palissadenzellen sich als Bausteine zu flachen Gewölben zusammenfügen, welche *elastischen Widerlagern,* den stärkeren Bündelzweigen, aufgesetzt, beziehungsweise angelehnt, sind. Es wird hierdurch jeder Stoss von den zunächst betroffenen Zellen sich zum Theil seitlich auf ihre Nachbarinnen und von diesen auf die Widerlager übertragen müssen, und diese werden, falls die Kraft des Stosses keine zu grosse ist, durch entsprechende Dehnung seine Wirkung unschädlich machen.“ Diese hervorgewölbten Blattfacetten finden wir vielfach bei unseren aruncoiden Blättern, so besonders ausgeprägt bei *Aruncus silvester,* den wir als Typus unserer Blattform angenommen haben, ferner bei *Lycopus europaeus,* überhaupt bei vielen *Labiaten,* von welchen Kny *Betonica officinalis, Ballota nigra, Melissa officinalis* erwähnt; dann bei Baumblättern wie *Aesculus Hippocastanum, Ulmus campestris, Ostrya carpinifolia, Corylus Avellana* u. a. Es sind also gerade die dünnsten Baumblätter, welche derartig gewölbte Blattfacetten aufweisen.

---

[1]) L. Kny, Ueber die Anpassung der Laubblätter an die mechanischen Wirkungen des Regens und Hagels. — Berichte der deutschen botan. Gesellschaft. Jahrg. 1885, Band III, Heft 6.

Zum Schlusse sei noch auf eine andere Struktureigenthümlichkeit aufmerksam gemacht, die in demselben Sinne als Schutzmittel gegen Verletzung der Blattspreiten wirksam sein muss, und die in besonders auffallendem Grade bei *Populus tremula* ausgebildet ist, wo ja die Spreite infolge der Zitterbewegungen besonders häufig durch das Anstossen an andere Gegenstände der Verletzungsgefahr ausgesetzt ist. Hier sind in besonders auffälliger Weise an der Blattoberseite die derbwandigen Epidermiszellen stark hervorgewölbt und gewissermaassen zu Pufferzellen ausgebildet (Fig. 7). Derartige Pufferzellen finden sich in mehr oder minder scharfer Ausprägung bei vielen Blattspreiten und zwar häufig am Blattrande, so an den dünnen Spreiten unserer *Epipactis*-Arten. Ferner sind sie auf der derben Spreite von *Betula alba* vorhanden. Eines der instructivsten Beispiele für das Vorkommen der Pufferzellen bietet uns *Viscum album.* Hier treten sie auf der ganzen Fläche, besonders aber wieder an dem Rande der derben Spreite auf. Figur 8 stellt zwei Pufferzellen vom Rande des Blattes dar; diese Zellen sind conisch mit abgerundeter Spitze und haben sehr dicke Aussenwände. Eine weit schwächere Ausbildung zu Puffern zeigen die in Figur 9 dargestellten Epidermiszellen der Blattfläche.

Es kommen zwar auch hier stärker gewölbte Epidermiszellen vor, doch treten sie mehr vereinzelt auf. Die besonders starke Ausbildung der Pufferzellen bei der Mistel darf man wohl als eine Anpassung an den exponirten Standort dieses Strauches annehmen, dessen wintergrüne Blätter bei stürmischem Wetter der Gefahr der Verletzung durch mechanische Insulte in besonders hohem Grade ausgesetzt sind.

Obige Arbeit wurde im botanischen Institute der Universität Jena ausgeführt. Die Anregung hierzu empfing ich von meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Stahl, dem ich zum Schlusse meinen herzlichsten Dank für das freundliche Entgegenkommen und das Interesse, welches er mir widmete, ausspreche.

Figurenerklärung zu Tafel IV.

Figur 1. Endfieder von *Aruncus silvester*. Nat. Grösse.

Figur 2. Stück der Epidermis von der Blattunserseite von *Aruncus silvester*. Vergrössert. 400.

Figur 3. Blatt von *Galeopsis ochroleuca* von der Unterseite gesehen. Nat. Grösse.

Figur 4. *Lunaria rediviva*. Stück von der Epidermis der Blattunterseite. Bei a eine Spaltöffnung von gewöhnlichem Typus. Bei b eine solche vom *Cruciferen*typus. Vergr. 550.

Figur 5. Querschnitt durch das Blatt von *Pirola uniflora*. Vergr. 150.

Figur 6. Querschnitt durch eine Fieder von *Aspidium Lonchitis*. Vergr. 35.

Figur 7. Pufferzelle von der Epidermis der Blattoberseite von *Populus tremula*. Vergr. 400.

Figur 8. Pufferzellen vom Blattrande des Laubblattes von *Viscum album*. Vergr. 400.

Figur 9. Epidermiszellen von der Blattoberfläche der Mitte des Laubblattes von *Viscum album*. Vergr. 400.

Figur 10. Querschnitt durch den Rand eines Blattzahnes von *Aruncus silvester*. Vergr. 200.

Figur 11. Querschnitt durch den Rand eines Blattzahnes von *Urtica pilulifera*. Vergr. 200.

Die verschiedenen Blattformen von Campanula rotundifolia L.

Von

Dr. J. Familler.

Als ich im Jahre 1895 gelegentlich meines Aufenthaltes im pflanzenphysiologischen Institute zu München von Goebel's Versuchen [1]) mit obiger Pflanze Kunde erhielt, kam mir zunächst jener Versuch mit den beiden electrischen Bogenlampen von zusammen etwa 4000 Normalkerzen Lichtstärke etwas gar zu gewaltthätig vor und ich versuchte deshalb nach der Rückkehr in meine frühere Stellung an Pflanzen des freien Landes, ob sich nicht der gleiche Erfolg auf milderem Wege auch erzielen liesse. In erster Linie wollte ich erfahren, ob nicht durch möglichst frühzeitige Entfernung der sämmtlichen angelegten Blüthenknospen die Pflanze schliesslich zur Bildung von Rundblättern an den Blüthensprossen gezwungen werden könnte. Der Erfolg des Versuches war, dass nach dem Ausbrechen der terminalen Blüthenknospe die Anlagen der seitlichen Blüthen sich rasch entwickelten und nach Entfernung auch dieser Anlagen die Seitensprosse unter Bildung weniger Langblätter schnell zur Entwickelung von Blüthen sich anschickten. Selbst Sprosse dritter Ordnung mit terminaler Blüthenknospe bildeten sich; eine Erscheinung, die für gewöhnlich in der Natur nicht zu beobachten ist. Ueberdies trieben die Versuchspflanzen sehr viele grundständige Ausläufer, die in rascher Folge ebenfalls zur Bildung einer terminalen Blüthe sich bereiteten; auf die grundständigen Rundblätter folgte dabei nur eine grössere Anzahl von Uebergangsformen, in kürzeren Internodien zusammengedrängt und dann meist nur 2—4 typische Langblätter. Ein Endergebniss der Versuche konnte ich jedoch nie erreichen, da immer wieder seit 4 Jahren die Kranken meiner Umgebung mir die Pflanzen vernichteten.

Nachdem das Gleiche auch wieder im Juli 1899 geschehen war, konnte ich doch wenigstens noch eine Pflanze im frischen Zustande retten und verpflanzte sie in einen Topf. Nach etwa 4 Wochen hatte ich den Erfolg, dass aus den Blattachseln der Hauptsprosse sowohl wie der Seitensprosse sich neue Triebe bildeten, welche alle mit Rundblättern einsetzten und zwar so reichlich, dass z. B. ein 12 cm langer Spross mit 7 neuen Rundblattsprossen besetzt war. Die bestentwickelten Rundblätter wiesen dabei vollkommen den normalen Bau (Wasserspalten) der grundständigen Rundblätter auf, einige derselben waren sogar grösser als ich sie je am Grunde traf.

Von allen diesen neugebildeten Sprossen ging im Verlaufe der

---

1) Flora 1896 pag. 1 ff.

Weiterkultur (Juli bis December) nur ein einziger von der Rundblattbildung zur Entwickelung von Uebergangsformen über und würde wohl, wenn nicht die Winterkälte störend eingegriffen hätte, zum gewöhnlichen Blüthenspross sich ausgebildet haben. Die meisten dieser Sprosse stellten nach Entwickelung von 8—12 Rundblättern ihr Weiterwachsen ein, einige aber bildeten ohne Weiterwachsen der Mittelknospe aus den Blattachseln neue Seitensprosse mit kleineren Rundblättern — kehrten also ganz zum Typus der grundständigen, primären Wurzelrosette zurück. Figur 1 gibt ein Bild mit drei derartigen Seitensprossen. (Ein Theil der kleinen Rundblätter und der dritte nach rückwärts gelegene Spross blieben ungezeichnet, um das Bild nicht ganz zu verwirren.)

Da nun durch das Ausreissen und Neueintopfen der Pflanze die Frage nahe gelegt war, ob nicht gerade der dadurch verursachte Reiz die Anregung zur Bildung der neuen vegetativen Sprosse gegeben hatte, so schnitt ich von verschiedenen Campanulapflanzen Stecklinge, indem ich theils Blüthentriebe mit nur Langblättern, theils solche mit Uebergangsblättern und noch wenigen Langblättern abnahm, und pflanzte sie unter Glas in Sand. Von den so behandelten Stecklingen wuchsen 12 an und bildeten sämmtlich neue Sprosse mit Rundblättern. Die vorhandenen Blüthenknospen verkümmerten (Fig. 2*A*).

Zur weiteren Controlle hob ich nun auch noch Campanulapflanzen mit grossem Erdballen ohne sichtbare Verletzung der Wurzeln aus und pflanzte sie wieder in entsprechende Töpfe. Auch sie trieben nicht bloss aus den Blattachseln der Blüthentriebe bald neue Sprossen mit Rundblättern, sondern auch Sprosse, die bereits Uebergangsblattformen gebildet hatten, kehrten wieder zur Bildung von Rundblättern zurück.

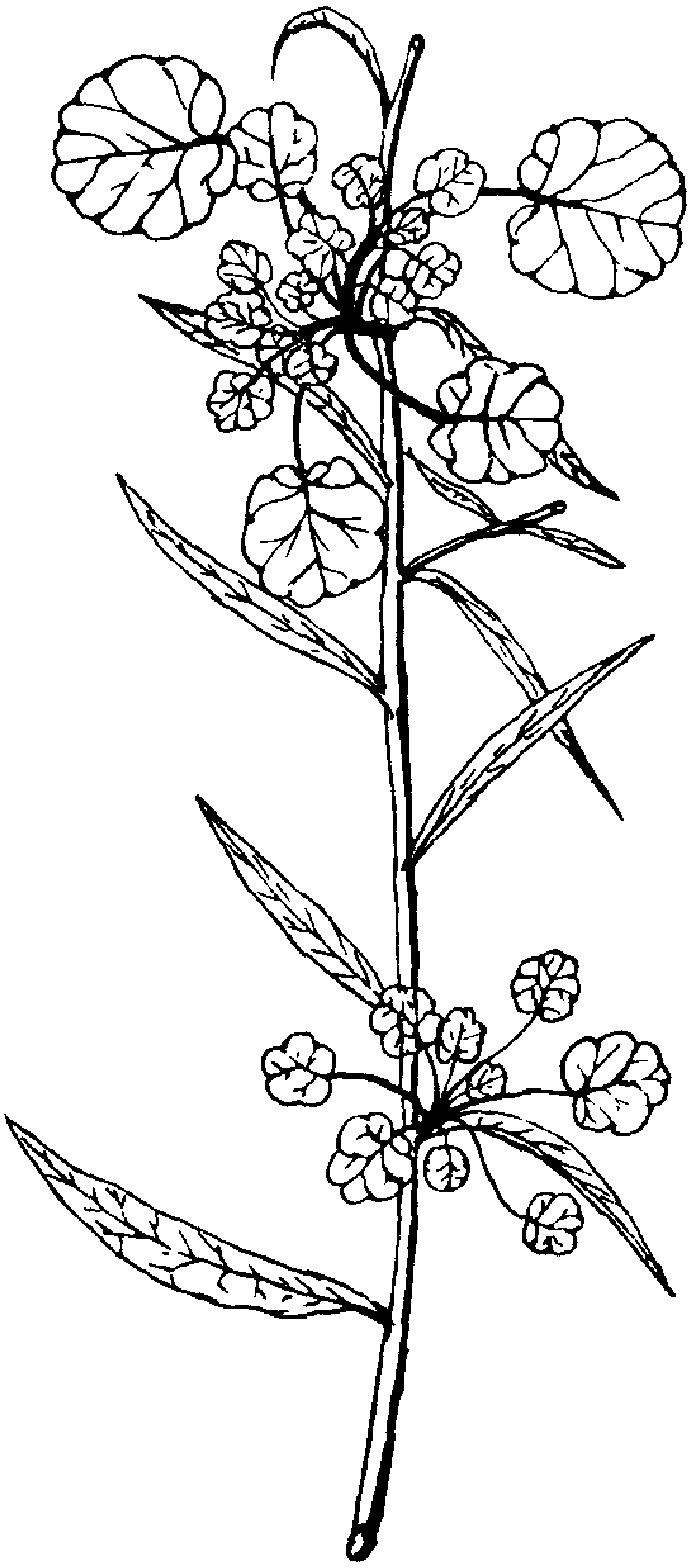


Fig. 1.

Eine Beeinflussung durch Minderung der Lichtintensität war dabei völlig ausgeschlossen. Die Pflanze der ersten Versuchsreihe stand im

Freien in einem Winkel der Nordmauer des Anstaltsgebäudes, wo sie nur zur Zeit des höchsten Sonnenstandes früh Morgens und spät Abends auf kurze Zeit directes Sonnenlicht erhielt, die übrigen Versuchspflanzen entstammten dem freien Rasen des Vorgartens, der immerhin durch die ebendort stehenden Bäume und Sträucher nicht gänzlich freies Licht hatte. In der Cultur dagegen standen die Versuchsobjecte auf einem Brette vor einem Südfenster, wo sie vom frühesten Morgen an bis 5 Uhr Nachmittags vollauf vom directen Sonnenlichte bestrahlt wurden. Es erweitert sich demnach das Ergebniss der Lichtversuche Goebels dahin, dass nicht bloss Störungen in der Lichtintensität die Campanula zur Bildung von Rundblättern veranlassen, sondern dass überhaupt jede grössere Störung in der Entwickelung der Pflanze diese veranlasst zur Bildung der Jugendblattform zurückzukehren, weil für diese Blattform das Optimum an Licht, Stoffzufuhr etc. niederer liegt als für die Langblätter, welche nahezu jenes Optimum beanspruchen, das auch zur Bildung der Blüthen hinreicht.

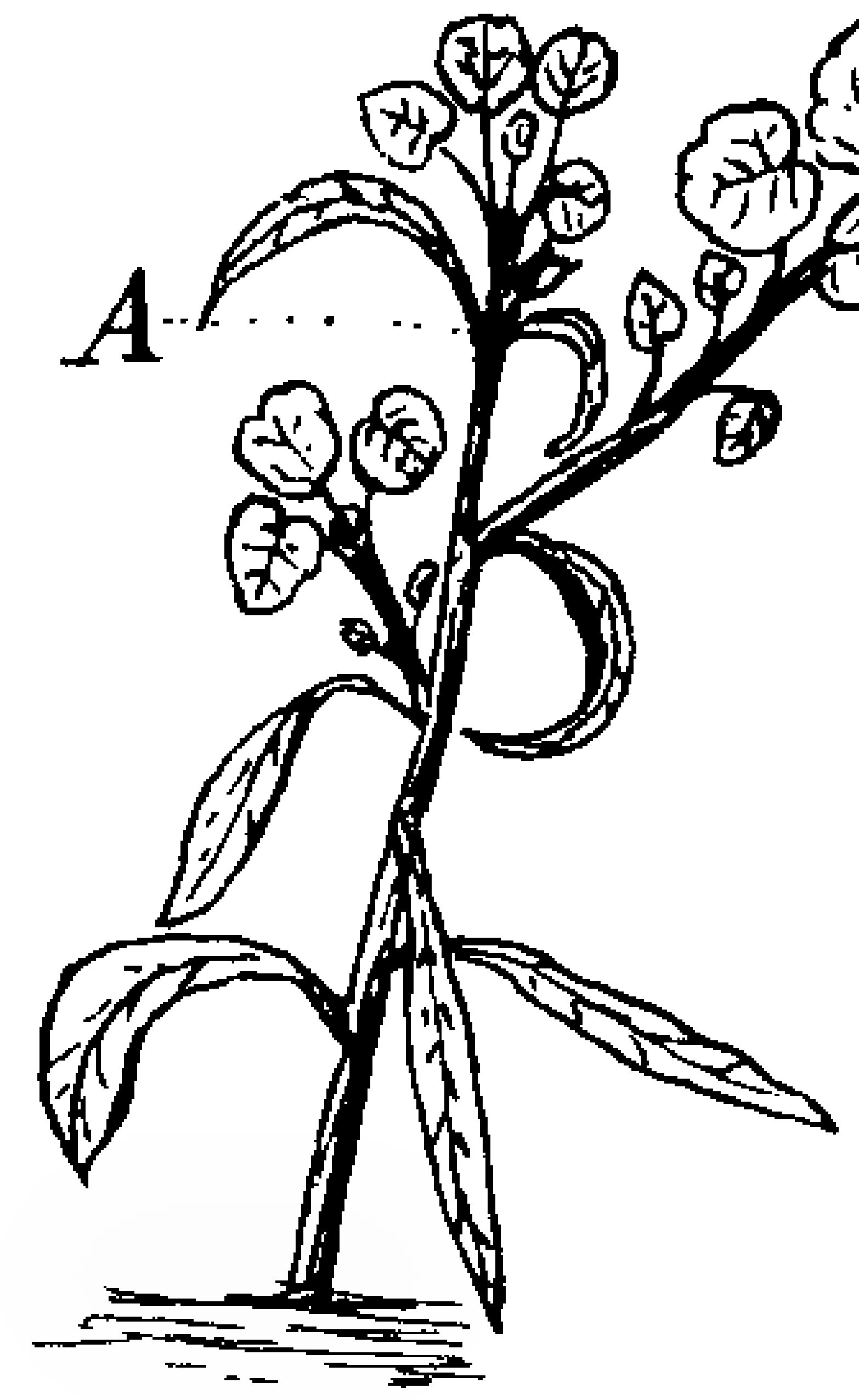


Fig. 2. Spitzensteckling eines Sprosses mit wenigen Langblättern.

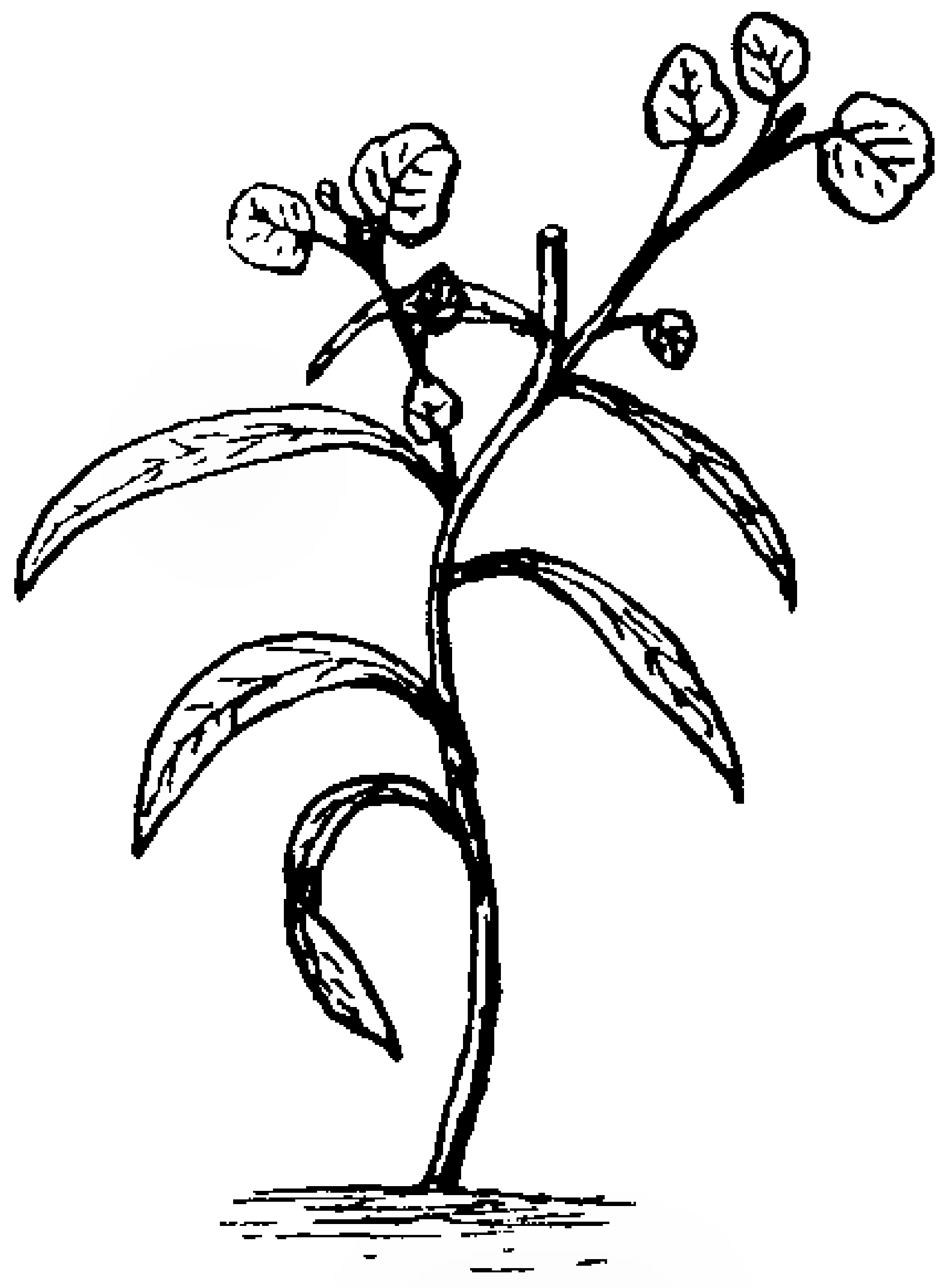


Fig. 3. Steckling mit nur Langblättern.

Mit anderen Worten, es ist auch für Campanula rotundifolia das Verhalten nachgewiesen, welches Goebel[1]) für andere Pflanzen folgendermaassen präcisirt hat: „1. dass die Möglichkeit der Ausbildung der Primärblätter bei manchen Pflanzen auch im späteren Lebensalter noch besteht, 2. dass dieser Vorgang an andere Bedingungen geknüpft ist, als der der Bildung der Folgeblätter, 3. dass eine Schwächung der Vegetationsbedingungen der letzteren die Hervorrufung der ersteren veranlasst, resp. erleichtert."

---

1) Ueber Jugendformen der Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung, Sitz.-Ber. der mathem.-physik. Klasse der k. bayer. Ak. d. Wiss. Bd. XXVI 1896.

Ueber Sclerotien in den Früchten von Melampyrum pratense.[1]

Von

W. Rothert.

In den Kiefernwäldern des Badeortes Edinburg bei Riga kommt *Melampyrum pratense* reichlich vor. Beim Einsammeln von Samen dieser Pflanze fiel es mir auf, dass zuweilen die Samen nicht wie gewöhnlich gelblichweiss, sondern dunkelgrau waren; auch zeichneten sich diese grauen Samen durch etwas geringere Länge und oft etwas weniger regelmässige Gestalt aus. Die auftauchende Vermuthung, dass die abnorm aussehenden Samen Pilzsclerotien seien, bestätigte sich bei der mikroskopischen Untersuchung. Da ein solcher Pilz bisher nicht bekannt ist, untersuchte ich denselben soweit, als mein kurzer Aufenthalt am genannten Orte und die einfachen Untersuchungsmittel, die mir daselbst zur Verfügung standen, dies gestatteten. Die Resultate dieser Untersuchung sind leider sehr unvollständig geblieben. Ich entschliesse mich trotzdem, dieselben zu publiciren, weil ich kaum Aussicht habe, sie in absehbarer Zeit zu einem befriedigenden Abschluss zu bringen; denn in der Umgegend von Charkow, meines ständigen Aufenthaltsortes, kommt *Melampyrum pratense* und sein Parasit nicht vor, während die Natur des Objectes eine Untersuchung am Ort seines Vorkommens und zwar zu verschiedenen Jahreszeiten erforderlich macht. Andererseits ist aber, wie man sehen wird, der Pilz sehr eigenartig und seine vollständige Erforschung von hohem mycologischem Interesse. Die vorstehende Mittheilung soll daher auf ihn die Aufmerksamkeit der Fachgenossen lenken, die sich in günstigerer Lage als ich befinden. Denn obwohl der Pilz mir bisher nur aus Edinburg bekannt geworden ist, so ist doch anzunehmen, dass er auch an anderen Orten, wo seine Wirthspflanze reichlich vorkommt, sich auffinden lassen wird.

Die Sclerotien ersetzen, wie gesagt, vollkommen die Samen in den Früchten der inficirten Exemplare von *Melampyrum pratense.* Sie finden sich in der Kapsel meist zu 1—2, nur ausnahmsweise zu drei, der Rest der vier Samenknospen ist verkümmert (auch die Samen sind bekanntlich oft unvollzählig vorhanden, es kommen deren 1—4 vor). Nach dem Aufspringen der Kapsel werden sie auch ganz in derselben Weise entleert wie die normalen Samen, indem sie aus der geneigten

---

1) Einen kurzen Bericht über die hier mitzutheilenden Beobachtungen erstattete ich im September 1898 auf dem Congress Russischer Naturforscher in Kiew.

Kapsel bei leichter Erschütterung herausfallen. Gut entwickelte Sclerotien sind bis ca. 4 mm lang, ca. 2—$2^1/_2$ mm dick, gedrungener als die Samen und auf dem Rücken stärker gewölbt. Die frischen Sclerotien (in der noch geschlossenen oder kürzlich geöffneten Kapsel) sind ziemlich weich; beim Austrocknen werden sie hart und schrumpfen ziemlich bedeutend, wie das auch die Samen thun; bei Befeuchtung nehmen sie ihre ursprüngliche Grösse und Consistenz wieder an.

Auch darin stimmen die Sclerotien mit den Samen überein, dass sie das für *Melampyrum* charakteristische Anhängsel besitzen, welches durch eine tiefe Ringfurche vom eigentlichen Sclerotium getrennt ist. Das durch hellere Färbung ausgezeichnete Anhängsel hat die normale Grösse, relativ ist es daher an den Sclerotien grösser als an den Samen.

Das Sclerotium nebst Anhängsel ist von der Samenschale umgeben, welche ganz wie beim normalen Samen ausgebildet ist, d. i. ein zartes, nur aus der Epidermis des Integuments und vielleicht noch 1—2 völlig collabirten Zellschichten bestehendes Häutchen darstellt. Dieses Häutchen und die darunter befindliche Luftschicht bedingen die graue Farbe des Sclerotiums; wird das Häutchen abgezogen, so erweist sich das Sclerotium als rein schwarz (mit einem geringen Anflug von weissem, sehr lockerem Mycel), das Anhängsel als schneeweiss.

Das innere, weisse Gewebe des Sclerotiums besteht aus dicht verfilzten, feinen septirten Hyphen mit mässig dicker, in Chloralhydrat nicht auffallend quellender Membran. Zwischen den Hyphen verbleiben zahlreiche kleine luftführende Interstitien. An der Peripherie (auch an der Grenze gegen das Anhängsel) befindet sich eine interstitienfreie Rinde, bestehend aus radial gerichteten kurzgliederigen Hyphenenden, deren peripherische Membranen schwarz gefärbt sind. Es ist das der typische Bau der meisten Pilzsclerotien. Sehr oft befindet sich im Innern des Sclerotiums eine mehr oder weniger grosse unregelmässige Höhlung, welche meist nach unten (nach dem Anhängsel zu) offen ist; gegen diese Höhlung ist das Sclerotiengewebe ebenfalls durch eine normal gebaute Rindenschicht abgegrenzt. Das Sclerotium hat in solchen Fällen die Gestalt eines nach unten offenen Bechers mit durch das Anhängsel geschlossener Mündung. Der innere Hohlraum enthält oft collabirte, gebräunte Reste eines nicht pilzlichen parenchymatischen Gewebes. Geringe isolirte Reste ebensolchen Gewebes sind zuweilen auch mitten im Sclerotiengewebe eingestreut, sie treten deutlich hervor bei Behandlung mit Chlorzinkjod, welches die Membranen der collabirten Zellen violett färbt (während die Membran der Hyphen sich nicht färbt).

Das Anhängsel besteht aus einem lockeren Geflecht von Hyphen derselben Beschaffenheit, wie im Sclerotium, ohne Rinde. Oft (wenn nicht immer) befindet sich im Innern dieses Hyphengeflechts verborgen ein Nebensclerotium von normalem Bau, mit schwarzer (manchmal nicht vollkommen typisch ausgebildeter) Rinde. Dasselbe ist sehr verschieden gestaltet (unregelmässig, kugelig, schalenförmig, ringförmig) und nimmt bald einen kleinen, bald den grösseren Theil des Anhängsels ein, bleibt aber jedenfalls erheblich kleiner als das Hauptsclerotium.

Noch sei erwähnt, dass zuweilen sowohl im Sclerotiengewebe, als auch namentlich im peripherischen lockeren Hyphengeflecht des Anhängsels einzelne breitere, kugelige bis ovale Zellen beobachtet wurden, welche sowohl intercalare als apicale Lage an den Hyphen haben können; an den freien Seiten dieser Zellen ist ihre Membran stark verdickt und zuweilen deutlich geschichtet. Diese Zellen habe ich erst bei der Untersuchung von Sclerotien bemerkt, welche zum Keimen ausgelegt worden waren, und hielt sie zunächst für Anfänge einer Sporenbildung. Da sie indess bei weiterem Liegen der Sclerotien sich durchaus nicht veränderten, so möchte ich eher glauben, dass sie schon von vornherein vorhanden waren und nur wegen ihrer Seltenheit anfänglich von mir übersehen wurden.

Die Untersuchung der Entwickelung der Sclerotien ergab folgendes. In ganz jungen Samenknospen, welche aus erst 2—3 mm langen Blüthenknospen herauspräparirt wurden und noch keinen Embryosack erkennen liessen, konnte nach guter Aufhellung (mittels Chloralhydrat) bereits die Anwesenheit von Pilzhyphen constatirt werden; dieselben dringen durch den Funiculus ein, verzweigen sich und durchsetzen in mässiger Zahl das Gewebe des Nucellus und des Integuments; sie scheinen ausschliesslich intercellular sich zu verbreiten. In älteren Samenknospen (aus kürzlich abgeblühten Blüthen) sieht man den grossen Embryosack, mit Membran und Protoplasmawandbeleg, noch frei vom Pilz; dieser befindet sich nur in dem umgebenden Gewebe (ob Nucellargewebe oder innere Schichten des Integuments?) zwischen den Zellen, diese allmählich verdrängend und ein successive dichter werdendes Geflecht bildend, von dem aus einzelne Hyphen gegen den Embryosack ausstrahlen. In diesem geht indessen die Endospermbildung in ganz normaler Weise vor sich[1]; der Embryosack füllt sich allmählich mit Zellen an, in denen Stärke gebildet wird. Nun dringen auch Pilzhyphen von aussen in das Endosperm hinein und entwickeln sich reichlich zwischen den Endospermzellen; die dicht umsponnenen Endospermzellen sterben unter Bräunung ab, collabiren und werden schliesslich ganz unkenntlich. Auffallend resistent sind die Stärkekörner; diese bleiben in dem Hyphengeflecht auch dann noch erhalten, wenn von den Zellen, in denen sie sich befanden, nichts mehr zu sehen ist (im reifen Sclerotium sind jedoch die Stärkekörner geschwunden). Die Verdrängung des Endosperms durch den Pilz geschieht in centripetaler Folge; die innerste Partie wird oft überhaupt nicht verdrängt, stirbt aber doch unter Bräunung ab; in solchem Fall grenzt sich das reifende Sclerotium gegen dieselbe durch eine innere Rindenschicht ab, und so kommen die oben erwähnten hohlen Sclerotien zu Stande.

---

[1] Ob die Endospermbildung eine Folge stattgefundener Befruchtung ist, habe ich nicht festgestellt, es ist das aber jedenfalls anzunehmen, besonders auch im Hinblick auf die von Woronin (Die Sclerotienkrankheit der gemeinen Trauben-

Es wurde nicht festgestellt, ob das berindete Sclerotium nur aus dem Mycelgeflecht innerhalb des Embryosackes hervorgeht (in welchem Falle es genau dem Samen entsprechen würde), oder ob auch das ursprüngliche, ausserhalb des Embryosackes befindliche Mycelgeflecht an dessen Bildung theilnimmt.

Das Mycelgeflecht in der Samenknospe erscheint makroskopisch, wegen der darin reichlich enthaltenen Luft, schneeweiss. An Querschnitten durch junge Sclerotien sieht man daher einen peripherischen weissen Ring, während die innere, noch nicht oder nur schwach verpilzte Partie (der Embryosack resp. das junge Endosperm) hyalin ist. Später wird auch das Innere allmählich weiss, doch verleihen ihm die darin verstreuten gebräunten Gewebepartien bald schon makroskopisch eine hellbraune Farbe; hieran lässt sich im Durchschnitt ein junges Sclerotium von einem jungen Samen unterscheiden, während äusserlich beide erst vor der Reife unterscheidbar werden.

---

kirsche und der Eberesche, Mém. Acad. St. Pétersbourg, 1895, p. 12 des Separatabdrucks) bei Sclerotinia Padi auf Prunus Padus gemachten Erfahrungen. Dort erfolgt eine Entwickelung des Pilzes in der Samenknospe nur dann, wenn Bestäubung mit Pollen, Befruchtung und, als Folge derselben, Endospermbildung stattfindet; anderenfalls atrophirt die Samenknospe. Dasselbe wird sicherlich auch bei unserem Object zutreffen, wo ein Theil der Samenknospen in der That regelmässig atrophirt. Während aber bei Sclerotinia Padi (welche die ganze Frucht mumificirt) die Atrophie der Samenknospe von keinem weiteren Belang ist, dürfte bei unserem Object die Ausbildung des Sclerotiums von der stattgehabten Befruchtung abhängig sein. Da nun Selbstbefruchtung der inficirten Blüthen wegen Abwesenheit eigenen Pollens (s. weiter unten) ausgeschlossen ist, so hätten wir den interessanten Fall, dass der Parasit auf die Anwesenheit nicht inficirter Blüthen resp. Exemplare seines Wirthes notwendig angewiesen ist.

Es ist anzunehmen, dass das reife Sclerotium unter geeigneten äusseren Bedingungen entweder noch im Herbst oder im folgenden Frühjahr keimt, und zwar vermuthlich unter Bildung eines Fruchtkörpers, welcher Sporen irgendwelcher Art producirt. Ich habe in Charkow eine Reihe von Versuchen gemacht, die Sclerotien zur Keimung zu bringen, jedoch mit negativem Ergebniss. Die Ende August eingesammelten und inzwischen trocken aufbewahrten Sclerotien wurden Ende September in verschiedener Weise ausgesät und theils im Zimmer, theils im Freien gehalten, zum Theil bis zum Herbst des folgenden Jahres. Sie nahmen auf dem feuchten Substrat sehr bald ihr normales frisches Aussehen an und behielten dasselbe, wofern das Schimmeln verhütet wurde, bis zum Schluss, zeigten aber keinerlei Veränderung, weder äusserlich noch innerlich, abgesehen von der schon erwähnten zweifelhaften Bildung angeschwollener Zellen, sowie abgesehen davon, dass das lockere Mycelgeflecht des Anhängsels schwand und das Nebensclerotium sich vom Hauptsclerotium ablöste. Die Sclerotien waren allem Anschein nach lebend (im Gegensatz zu vorjährigen, welche nach der Aussaat bald in Fäulniss übergingen und dadurch ihren abgestorbenen Zustand verriethen), aber sie hatten vielleicht infolge des Austrocknens ihre Keimfähigkeit verloren. Möglicherweise bleiben sie nur kurze Zeit nach der Reife keimfähig. Auch von den gleichzeitig ausgesäten diesjährigen und vorjährigen *Melampyrum*-Samen keimte kein einziger.

Ausser den Sclerotien bildet unser Pilz ferner auch Conidien, welche in den Antheren der Wirthspflanze producirt werden. Die befallenen Antheren enthalten, anstatt der kleinen, kugeligen Pollenkörner, farblose elliptische Pilzconidien von noch mehrfach kleineren Dimensionen (Messungen auszuführen wurde leider versäumt). Ausser den Conidien findet man in den Antheren noch ziemlich bedeutende Reste der Mycelmasse, welche dieselben hervorgebracht hat. Die vom Pilz befallenen Antheren lassen sich schon äusserlich von gesunden unterscheiden. Die letzteren sind bald nach dem Aufspringen völlig entleert, und die Antheren der vier Stamina sind miteinander (durch die sie bedeckenden Haare) nur ganz lose verbunden. Befallene Antheren hingegen enthalten selbst in schon vertrockneten Blüthen noch die reichlich mit Conidien beladene Mycelmasse, welche an ihrem unteren Ende heraushängt; durch die untereinander verfilzten Mycelmassen sind die Antheren der vier Stamina zu einem zusammenhängenden rundlichen Kopf verbunden. Hieran lässt sich die Anwesenheit des Pilzes schon in der Blüthe makroskopisch erkennen. Die Form und die Behaarung der befallenen Antheren ist im Uebrigen die normale; der Bau der Antherenwand und des Connectivs scheint abnorm zu sein, was jedoch nicht näher untersucht wurde. Auch scheinen sich die verpilzten Antheren abnorm früh zu öffnen, denn schon in ziemlich jungen, noch geschlossenen Blüthen sind sie vollkommen geöffnet.

In ganz jungen (2—3 mm langen) Blüthenknospen fand ich die vom Pilz befallenen Antheren noch geschlossen. Jedes Fach enthielt eine compacte Pilzmasse, die sich aus ihm in toto herausziehen liess; Conidien waren noch nicht vorhanden. Der innere Theil der Pilzmassen enthielt die leeren, collabirten Membranen der Pollenkörner, während der peripherische Theil nur aus Mycelgeflecht bestand. Nach diesem Befund scheint die Entwickelung der Pilzmasse in den Antheren in ganz ähnlicher Weise centripetal zu erfolgen, wie in den Samenknospen, nur dass die Pilzmasse hier lockerer bleibt und an ihrer Peripherie schliesslich, anstatt eine Sclerotienrinde zu bilden, Conidien producirt. Es ist bemerkenswerth, wie der Pilz die Fructificationsorgane seines Wirthes gewissermaassen nachahmt: die Samen ersetzt er durch Sclerotien, den Pollen durch Conidien.

In Wasser keimen die Conidien nicht, auch nicht nach mehreren Tagen; sie thun es aber leicht und schnell, wenn sich in dem Wassertropfen Schnitte durch das Gewebe von *Melampyrum* befinden. Eines Abends wurden Aussaaten von Conidien aus derselben Anthere in zwei Wassertropfen auf demselben Objectträger gemacht und in den einen dieser Tropfen überdies Schnitte aus einem *Melampyrum*-Blatte gelegt; am folgenden Morgen waren in dem letzteren Tropfen fast sämmtliche Conidien sehr gut gekeimt, während in dem anderen Tropfen sämmtliche ungekeimt blieben. Auch als in einem Tropfen sich ein Querschnitt durch eine conidienhaltige Anthere befand, fand reichliche Keimung der Conidien statt. Ob für die Keimung gerade die Anwesenheit von lebendem *Melampyrum*-Gewebe erforderlich ist, ist zweifelhaft; vielleicht würde todtes *Melampyrum*-Gewebe, *Melampyrum*-Decoct und vielleicht auch eine beliebige Pilznährlösung die Keimung ermöglichen, — ich bin aber nicht mehr dazu gekommen, die erforderlichen Versuche anzustellen.

Die Keimung der Conidien besteht in dem Austreiben eines oder einiger dünner Keimschläuche, welche schnell eine relativ bedeutende Länge erreichen. Das weitere Schicksal der Keimlinge konnte nicht verfolgt werden.

Was die Rolle der Conidien anbetrifft, so vermuthete ich anfänglich, dass sie auf die Narbe gelangen, hier keimen, und mittels ihrer Keimschläuche die Samenknospen inficiren. Um diese Annahme zu prüfen, brachte ich in einen Wassertropfen mit Conidien einen *Melampyrum*-Griffel mit unverletzter Narbe hinein (so dass die Schnittfläche des Griffels ausserhalb des Tropfens blieb); ich erwartete Keimung der Conidien und chemotropische Lenkung der Keimschläuche nach der Narbe zu beobachten. Die Conidien keimten jedoch nicht. Vollends erwies sich die obige Vermuthung als unzutreffend, nachdem ich später constatirte, dass schon in ganz jungen Blüthenknospen mit noch geschlossenen und noch keine Conidien enthaltenden Antheren die Samenknospen inficirt waren. Die Bedeutung der Conidien kann also nur darin vermuthet werden, dass sie auf gesunde *Melampyrum*-Exemplare gelangen und diese inficiren; da die Conidien mit den ersten Blüthen schon zu Anfang der lange dauernden Blütheperiode von *Melampyrum* auftreten, so könnten sie auf diese Weise sehr wirksam zur Verbreitung des Pilzes beitragen. Es fragt sich jedoch, auf welche Weise eine Uebertragung der Conidien geschehen kann. Durch den Wind wohl schwerlich, — dazu ist die Lage der Antheren eine zu geschützte; möglicher Weise durch winzige Insekten, die ich öfter in den Blüthen antraf und an deren Beinen und Rücken Conidien hafteten. Die selbstverständlich erforderlichen künstlichen Infectionsversuche war ich nicht in der Lage vorzunehmen.

Dass die Conidien in den Antheren und die Sclerotien in den Früchten ein und demselben Pilze angehören, ist zwar nicht streng erwiesen. Es wird aber höchst wahrscheinlich gemacht, nicht nur durch die allem Anschein nach gleichartige Entwickelung des Pilzes in Antheren und Samenknospen, sondern vor Allem auch durch das beständige Vorkommen des Pilzes an beiden Orten zugleich. Sind in einer Blüthe die Antheren inficirt, so sind es stets, soweit ich gesehen habe, auch die Samenknospen und ebenso umgekehrt.

Die Infection durch unseren Pilz ist überhaupt keine locale, sondern eine allgemeine, sie erstreckt sich auf fast sämmtliche Blüthen eines Stockes und in diesen auf sämmtliche Antheren und sämmtliche Samenknospen. Ausnahmen kommen nur vereinzelt vor, und zwar meist nur in den Blüthen der untersten, kurzen, am spätesten zur Entwickelung kommenden Auszweigungen des Hauptsprosses und seiner Zweige. Ich untersuchte einmal sämmtliche (ca. 30) Blüthen und Knospen eines Exemplars und fand nur in einer Blüthe (die an einem solchen „verspäteten“ Zweiglein stand) die Antheren pilzfrei, mit normalem Pollen. An einem anderen, älteren Exemplare untersuchte ich die sämmtlichen (sehr zahlreichen) Früchte und fand an einigen der kleinen Zweiglein solche mit gesunden Samen, ferner in der Traube des Hauptsprosses eine junge Frucht mit gesunden Samenanlagen sowie eine fast reife Frucht, die einen Samen und ein Sclerotium nebeneinander enthielt (das letztere ist ein ganz exceptioneller Fall); alle übrigen Früchte enthielten nur Sclerotien resp. Sclerotienanlagen. An Hunderten von weiteren Exemplaren (die allerdings nicht so vollständig untersucht wurden) fanden sich entweder nur Sclerotien oder nur gesunde Samen.

Ich suchte nun auch in anderen Theilen der inficirten Pflanzen nach Pilzmycel. Einmal fand ich in einem aufgehellten Längsschnitt durch ein Internodium einer sclerotientragenden Pflanze spärliche septirte Pilzhyphen, welche in einigen Intercellularen des Markes longitudinal verliefen. Die Hyphen scheinen lebendig gewesen zu sein, waren aber der Länge nach in einzelne, durch grössere Zwischenräume getrennte Stücke zerrissen, von denen einige sehr spitze, in einen feinen Faden auslaufende Enden hatten. Das sind Anzeichen einer gewaltsamen Zerreissung infolge langsam zunehmender Dehnung; offenbar hatten die Hyphen ihr Wachsthum bereits eingestellt, als die betr. Stengelpartie noch in Streckung begriffen war. In mehreren anderen Schnitten durch Stengel und durch Fruchtstiele, sowie in (erwachsenen) Filamenten, habe ich vergeblich nach Hyphen gesucht, ohne desshalb ihr Vorkommen bestimmt leugnen zu können. In den Blättern, in der Fruchtwand und im Griffel scheinen Pilzhyphen zu fehlen.

Es sei noch hervorgehoben, dass die Anwesenheit des Pilzes in der *Melampyrum*-Pflanze sich äusserlich durch nichts verrät; die befallenen Pflanzen sehen vollkommen normal und gesund aus, und solange die dunklen Sclerotien noch nicht durch das Aufspringen der Kapseln sichtbar geworden sind, kann man ohne mikroskopische Untersuchung nur aus dem oben beschriebenen abnormen Verhalten der Antheren die Anwesenheit des Parasiten erschliessen.

Auf Grund der angeführten Daten können wir uns die folgende Vorstellung von dem Entwickelungsgang des Pilzes machen. Die Sclerotien dürften in der Natur ungefähr gleichzeitig mit den *Melampyrum*-Samen keimen und mittels der voraussichtlich producirten Sporen die jungen Pflänzchen inficiren. Weiterhin wächst dann das Mycel mit dem Stengel mit, indem es vermuthlich seinen Hauptsitz in der Nähe des Vegetationspunktes hat; es dringt in alle Zweiganlagen ein, somit auch in die Blüthenanlagen, und in diesem speciell in die Anlagen der Stamina und der Samenknospen. Wahrscheinlich ist das Mycel anfänglich überall nur spärlich vorhanden. Nur in den Antheren und Samenknospen gelangt es später zu reichlicher Entwickelung. In den anderen Organen, also in den Stengelinternodien, den Blütenstielen, den Filamenten, wächst es, wenn dieselben in Streckung übergehen, nicht mehr mit, wird daher in Stücke zerrissen und dürfte grösstentheils obliteriren, mit der Zeit wohl auch ganz schwinden. Daher mag es kommen, dass spät austreibende und blühende Seitenzweige pilzfrei bleiben und gesunde Samen produciren (was vielleicht eine allgemeine Erscheinung ist und die Wirthspflanze bei starker Pilzepidemie vor gänzlicher Vernichtung schützt). Es können wohl aber auch solche Zweige von einzelnen in den Stengelknoten lebend gebliebenen Pilzhyphen inficirt werden. Jedenfalls bilden nur die Antheren und Samenknospen sozusagen das Ziel des Pilzes; die übrigen Organe der Wirthspflanze benutzt er nur als Wege zu diesen und schädigt sie nicht in merklicher Weise. Was diejenigen Pflanzentheile anbetrifft, welche keine solchen Wege darstellen (Blätter, Perigontheile, Fruchtknotenwand, Griffel), so werden dieselben vom Pilz vielleicht ganz verschont.

Die hier vermuthungsweise geschilderte Verbreitungsweise des Pilzes in der inficirten Nährpflanze würde die bisher beobachteten Thatsachen befriedigend erklären. Ob sie wirklich zutrifft, muss natürlich durch die Untersuchung junger, noch wachsender *Melampyrum*-Pflanzen controlirt werden. Die Sache wird aber dadurch erschwert sein, dass man es den noch nicht blühenden Pflanzen nicht ansehen kann, ob sie inficirt sind oder nicht. Man müsste also, um nicht dem Spiele des Zufalls ausgesetzt zu sein, mit im Laboratorium erzogenen, künstlich inficirten Pflanzen arbeiten; dem steht indess wiederum die Thatsache im Wege, dass nicht nur die Keimungsbedingungen der Sclerotien, sondern auch diejenigen der *Melampyrum*-Samen bis dato unbekannt sind. Jedenfalls wird also die vollständige Eruirung des Entwickelungsganges unseres Pilzes keine leichte Aufgabe sein.

Ueber die systematische Stellung des Pilzes lassen sich, so lange die Keimung der Sclerotien unbekannt ist, nicht einmal halbwegs begründete Vermuthungen aussprechen. Nach dem, was sich über ihn feststellen liess, scheint er jedenfalls ganz isolirt zu stehen und schliesst sich meines Wissens an keine bekannte Pilzform näher an.

Die *Sclerotinien*, zu welchen die meisten bisher bekannten Pilze gehören, die in Früchten Sclerotien entwickeln[1]), bewirken nur eine locale Infection ihrer Nährpflanze. Die Ascosporen oder die Conidien keimen auf der Narbe und inficiren von hier aus nur den einzelnen Fruchtknoten; dieser wird ganz mumificirt, so dass das Sclerotium eine umgewandelte Frucht und nicht einen umgewandelten Samen darstellt; die Samenknospen werden in frühem Entwickelungsstadium getödtet und sind im Sclerotiumgewebe als atrophirte Reste enthalten. Die Entwickelung des Sclerotiumgewebes geschieht ausschliesslich oder doch grossentheils in centrifugaler Folge.

Bei *Claviceps*[2]) werden ebenfalls einzelne Blüthen von aussen durch eine Ascospore oder eine Conidie inficirt. Das entstehende Mycelgeflecht füllt nicht die Samenknospe, sondern den ganzen Fruchtknoten aus; es producirt anfänglich an seiner Oberfläche Conidien, und erst nachträglich wird an seiner Basis als Neubildung das eigentliche Sclerotium angelegt, welches fernerhin anscheinend intercalar heranwächst.

Bei *Ustilaginoidea Oryzae* und *U. Setariae*[3]), welche sich als nächste Verwandte der *Claviceps* entpuppt haben, ist zwar der Weg der Infection noch nicht untersucht worden, doch muss er wohl der gleiche sein, da auch hier nur die Fruchtknoten einzelner Blüthen verpilzen; das Sclerotium differenzirt sich in ebenfalls noch zu untersuchender Weise im Innern des den Fruchtknoten ausfüllenden, an der Oberfläche Conidien producirenden Mycelgeflechts.

Alle diese sclerotienbildenden Ascomyceten verhalten sich, wie man sieht, von unserem Pilz grundverschieden. Weit mehr erinnert die Art und Weise seines Auftretens und seiner Entwickelung an die *Ustilagineen*, deren Mycel bekanntlich die ganze Pflanze durchwuchert, aber nur an bestimmten Orten derselben, oft gerade in

---

[1]) Hauptsächliche Litteratur: **Woronin**, Ueber die Sclerotienkrankheit der *Vaccinieen*-Beeren. Mém. Acad. St. Petersbourg, 1888. — **Woronin**, Die Sclerotienkrankheit der gemeinen Traubenkirsche und der Eberesche. Daselbst, 1895. — **Nawaschin**, *Sclerotinia betulae*. St. Petersburg 1893 (russisch). — **Woronin** und **Nawaschin**, *Sclerotinia heteroica*. Zeitschr. für Pflanzenkrankheiten, 1896. — **Maul**, Sclerotienbildung in *Alnus*-Früchten. Hedwigia, 1894. — **Ed. Fischer**, Die Sclerotienkrankheit der Alpenrosen. Berichte d. schweizer. botan. Gesellschaft, 1894. Die beiden letzteren Arbeiten sind mir nicht im Original bekannt.

[2]) Vergl. die Angaben bei **de Bary**, Vergl. Morphologie u. Biologie der Pilze (1884) pag. 37—39 und 247—248. Die dort citirten Arbeiten von **Tulasne** und **Kühn** sind mir nicht zugänglich.

[3]) Vergl. **Brefeld**, Unters. aus d. Gesammtgebiet der Mycologie, Heft XII (1895), p. 194—205, und Botanisches Centralblatt Bd. 65 (1896) p. 97 ff.

Fruchtknoten oder Antheren, zu starker Entwickelung gelangt und hier meist mehr oder weniger differenzirte „Fruchtkörper“ bildet. Besonders auffallend ist die Aehnlichkeit mit *Sphacelotheca Hydropiperis dBy.*[1], bei welcher ebenfalls die normal ausgebildete Samenknospe vom Funiculus aus inficirt und in den Fruchtkörper des Pilzes umgewandelt wird. Andererseits steht aber die Ausbildung des Fruchtkörpers zu einem typischen Sclerotium unter den *Ustilagineen* ganz ohne Analogon da, und es ist schwer vorstellbar, wie sich die Sclerotien in den *Ustilagineen*-Entwickelungscyclus einreihen liessen, es sei denn, dass dieselben bei ihrer Keimung irgendwie Brandsporen bilden sollten; auch die gleichzeitige Bildung von Conidien in den Antheren ist merkwürdig, denn es braucht nicht erst betont zu werden, dass diese Conidien von den Brandsporen der *Ustilagineen* ganz verschieden sind. Somit ist die Zugehörigkeit unseres Pilzes zu dieser Gruppe immerhin sehr zweifelhaft; sollte er sich aber doch als eine *Ustilaginee* herausstellen, so wird er jedenfalls unter ihnen einen ganz isolirten Typus darstellen.

Vorläufig mag der Pilz den provisorischen Namen *Sclerotium Melampyri* führen. Nähere Nachforschungen werden vielleicht ähnliche sclerotienbildende Pilze in anderen *Rhinantheen* kennen lehren. Ich selbst habe bisher nur noch in *Melampyrum nemorosum* danach gesucht, jedoch vergeblich.

Anhangsweise sei erwähnt, dass ich in Edinburg bei Riga auch in den Früchten von *Pirola rotundifolia* Sclerotien gefunden habe. Diese sind durch den Ort ihres Vorkommens ebenfalls von allen anderen bekannten Sclerotien (auch von *Sclerotium Melampyri*) wesentlich verschieden. Jedes Fach der ganz normal aussehenden Frucht (deren Wand nicht verpilzt zu sein scheint) enthält ein etwa senfkorngrosses Sclerotium, welches das Fach ausfüllt und genau die Form seines Innenraumes copirt. Das Sclerotium liegt in dem Fruchtfach ganz nach Art eines Samens. Im ausgereiften Zustande ist seine Oberfläche schwarzviolett, das Innere weiss; der Bau ist der gewöhnliche. Auf Schnitten durch das Sclerotium sieht man die zahlreichen winzigen Samenknospen gebräunt und collabirt inmitten des Pilzgewebes liegen. Weitere Untersuchungen über diesen Pilz, der zu den *Sclerotinien* gehören könnte, habe ich nicht ausführen können; er sei ebenfalls der Aufmerksamkeit der Mycologen empfohlen.

Charkow, im Dezember 1899.

---

[1] De Bary, l. c. p. 187—188.

Befruchtung bei Batrachospermum.

Von

W. J. V. Osterhout aus Californien, U. S. A.

(Hierzu Tafel V.)

Die vorliegende Arbeit ist schon im Jahre 1895[1]) im Bonner Institute ausgeführt, die Veröffentlichung aber anderer Beschäftigung wegen von Zeit zu Zeit verschoben worden.

Das Material (von Herrn Prof. Dr. Setchell als *Batrachospermum Boryanum Sirodot.* bestimmt) wurde auf dem Fundort sofort fixirt und zwar zu verschiedenen Tageszeiten, selbst während der Nacht von 6 Uhr Abends bis 4 Uhr morgens. Zur Fixirung dienten folgende Flüssigkeiten: Chromsäure 1 %, Boveri's Pikrinessigsäure, Wilson's Sublimatessigsäure, Mann's Gemisch, Merkel's Flüssigkeit, Flemming's starkes Gemisch, rein oder mit gleichem Volumen destillirtem Wasser verdünnt. Das letztere hat sich besser bewährt; Chromsäure 1 % gab auch sehr gute Resultate. Nach sechsstündigem Auswaschen im fliessenden Wasser kam das Material in einen Entwässerungsapparat,[2]) wo es 24 Stunden blieb. Darauf wurde die Hälfte des Alkohols entfernt, mit gleichem Volumen 95 proc. Alkohols gut vermischt und das Material wieder in diesen, stärkeren Alkohol übertragen. Nach zwölf Stunden kam es in 95 proc. Alkohol und danach in absoluten Alkohol (sechs Stunden), ein Gemisch gleicher Theile absoluten Alkohols und Bergamotöls (sechs Stunden), Bergamotöl (sechs Stunden), Bergamotöl und Paraffin 45° zu gleichen Theilen

---

1) Die Constatirung eines echten Befruchtungsactes habe ich schon im Jahre 1896 mitgetheilt (cf. Osterhout 1896 p. 418.)

2) Dieser wurde nach Vorschlägen des Herrn Prof. Dr. Setchell in folgender Weise zusammengestellt: Der Hals ist einem Trichter entnommen und der Trichter in einen Becher eingepasst. Beide müssen von gleichem Durchmesser sein, sonst sinkt der Trichter nieder oder ragt aus dem Becher hervor. Ein Stück Pergamentpapier ist gefaltet, wie zum Filtriren und in den Trichter eingesetzt. Man legt nun das Material hinein, giesst Wasser darauf und füllt gleichzeitig den Becher halbvoll Alkohol, 95 proc. Darauf setzt man den Trichter in den Becher und legt einen Deckel darüber. Die Geschwindigkeit der Entwässerung hängt von der Stärke des Alkohols, der Dicke des Pergamentpapiers und der Grösse der Contactfläche zwischen den beiden Flüssigkeiten ab und kann genau controllirt werden (s. Lawson 1898 und Williams 1899). Auf diese Weise können die empfindlichsten Objecte leicht und sicher ohne Schrumpfung entwässert werden. Der Apparat hat sich viel bequemer erwiesen, als der Schulze'sche Apparat.

(sechs Stunden), Paraffin 45° (sechs Stunden), Paraffin 52° (vierundzwanzig Stunden). Die Schnitte (2 bis 5 μ dick) wurden auf dem Objectträger nach der Wassereiweissmethode angeklebt.

Da die Carpogonäste parallel zu der Längsachse geschnitten werden sollten, so muss das Material beim Schneiden genau orientirt sein. Ich habe eine Methode erdacht, die solche Orientirung sehr leicht gestattet, da sie aber schon in Strasburger's „Das Botanische Practicum" (3. Aufl. S. 365) beschrieben, so brauche ich nicht hier darauf einzugehen.

Unter den vielen Tingirungsmethoden, die ich versucht, haben sich die Flemming'sche dreifarbige und Heidenhein's Eisen-Haematoxylinmethoden als die besten bewährt. Mit der ersteren färbt sich in gut gelungenen Präparaten das Kernkörperchen roth, das Chromatingerüst blau und das Cytoplasma orange oder orangegrau. Mit Eisenhaematoxylin färben sich Kernkörperchen und Chromatingerüst schwarz, der Chromatophor dunkelgrau oder schwarz und die Platten, die den Tüpfeln anliegen, tief schwarz. Die Auswaschung, resp. Controllirung der Färbung geschah stets unter Benutzung eines $^1/_{12}$ hom. Imm. Objectives.

Die feinsten Details können nur bei sehr intensiver Beleuchtung studirt werden. Ich benützte ein Auer'sches Glühlicht und concentrirte das Licht mittelst einer mit gefärbter Lösung angefüllten Glaskugel.

Die Trichogyne entstehen aus den Scheitelzellen der Carpogonäste, die von Anfang an durch ihre geradegestreckte Centralachse gekennzeichnet sind. Die mit dichtem Protoplasma angefüllte Scheitelzelle treibt einen Fortsatz aus, welcher zunächst breit elliptisch, später lageniform wird. Der Inhalt dieses Fortsatzes scheint in lebendem Zustande heller und mehr homogen als bei vegetativen Zellen der Fall ist. Nachdem dieses Protoplasma fixirt und gefärbt ist, gibt es den Anschein eines Netzwerkes. Ob dies als ein echtes Netzwerk oder als ein Wabenbau anzusehen ist, mag dahingestellt bleiben. Das Cytoplasma enthält Vacuolen; es kann sogar später hoch vacuolisirt erscheinen. Der Chromatophor des Trichophors setzt sich in das Trichogyn fort. Die Trichogynwand ist an der Basis dick, nach oben zu wird sie dünner, an der Spitze selbst ist sie sehr dünn. Der Trichophor enthält einen Kern mit ziemlich grossen Kernkörperchen und deutlichem Chromatingerüst (Fig. 1).

Die Spermatien enthalten einen Kern, worin Kernkörperchen und Chromatingerüst deutlich sichtbar sind (Fig. 2); im jugendlichen

Zustande ist auch ein reducirter Chromatophor vorhanden. Wenn die Spermatien frei werden, bleiben die Antheridienwände als leere Schalen an der Mutterpflanze sitzend. Die neu entstehenden Antheridien wachsen manchmal innerhalb dieser leeren Schalen, wie es auch bei *Tuomeya* (Setchell 1890) geschieht.

Die Spermatien setzen sich an das Trichogyn fest, meist nahe der Spitze; ausnahmsweise befinden sich auch einige mehr oder weniger weit von der Spitze entfernt. Mehr als ein Dutzend sind oft an demselben Trichogyn befestigt. Sie sind mit einer zarten Zellwand umgeben.

Nach vollendeter Resorbirung der Zellwände am Berührungspunkt des Trichogyns und Spermatiums (Fig. 3), geht der Spermatiumkern in das Trichogyn hinein, passirt durch dasselbe und dringt in den Trichophor. Der Kanal, welcher den Trichophor mit dem Trichogyn verbindet, verengt sich und wird bald vollständig geschlossen durch das Wachsthum oder die Quellung der Zellwand, wodurch das Eindringen eines zweiten Spermatiumkernes ausgeschlossen wird. Falls mehr als ein Kern an den anhaftenden Spermatien in das Trichogyn hineindringen — was sehr oft passirt — so gehen sie unter Fragmentirung zu Grunde. Diejenigen, welche in den Spermatien zurückbleiben, haben dasselbe Schicksal.

Nachdem der Spermatiumkern in den Trichophor hineingedrungen ist, verschmilzt er mit dem Eikern. Die verschiedenen Stufen dieses Vorgangs lassen sich derartig verfolgen, dass kein Zweifel darüber existiren kann. Ich habe die zwei Kerne gerade in dem Augenblick der Verschmelzung gesehen, wo die Kernwände an der Berührungsstelle schon resorbirt sind (Fig. 4). Dass dies keinesfalls eine optische Täuschung, veranlasst durch die Aufeinanderlegung der Kerne, ist, lässt sich durch genaue Einstellung beweisen.

Der Furchungskern enthält gewöhnlich nur ein Kernkörperchen; das Chromatingerüst zeigt keine Spur von seinem doppeltem Ursprung; kurz gesagt, er erscheint ganz wie ein normaler Kern. Er fängt an sofort zu wachsen und zeichnet sich bald durch seine Grösse und sein Chromatingerüst mit deutlichen Chromatinscheiben aus (Fig. 5). Der Trichophor nimmt an Grösse zu und treibt ein oder mehrere Fortsätze aus. Darauf theilt sich der Kern und einer der Tochterkerne wandert in den Fortsatz hinein. Da die Theilung des Verschmelzungskernes nie eintritt bevor die Fortsätze hinausgewachsen sind, so können die Tochterkerne keineswegs mit den verschmelzenden Geschlechtskernen verwechselt werden.

Auf diese Weise entstehen mehrere Fortsätze unter wiederholter Theilung des im Trichophor liegenden Kerns. Jeder Fortsatz, nachdem ein Kern in ihm eingedrungen ist, wird durch eine Scheidewand vom Trichophor getrennt und bildet sich zu einem Schlauche aus; nach folgender Quertheilung wächst er unter wiederholter Theilung seiner Scheitelzelle weiter und bildet sich zu einem langen Faden aus (Fig. 6). Die Fäden schmiegen sich dicht an die Centralachse des Carpogonastes an. Aus deren Gliederzellen entspringen zahlreiche Gonimoblasten. Vermengt mit diesen sind die sterilen Fäden, die aus der Centralachse hervorsprossen, und welche im Anfang fast wie Gonimoblasten aussehen (Fig. 6). Jeder Spross beginnt als eine kleine Ausstülpung von einer Gliederzelle. In dessen Nähe stellt sich der Kern und theilt sich. Die Spindel ist sehr klein, scharf gespitzt und stets schräge zur Längsachse der Zelle gerichtet [1] (Fig. 7). Ein Tochterkern wandert in die Ausstülpung, welche bald abgegliedert wird, Quertheilung eingeht und weiterwächst. Bei der Zelltheilung scheint der Chromatophor durchgerissen zu sein. Die obige Beschreibung gilt auch für die Sprossbildung vegetativer Zellen.

Die Gonimoblasten sind durch dichten Gehalt an Protoplasma und durch die Grösse der Kerne gekennzeichnet. Die Endzellen bilden sich zu Sporen aus. Die Sporen sind von obovoidaler Gestalt; ihr Chromatophor ist reichlich verzweigt; der Kern liegt ungefähr in der Mitte.

In meinem Materiale hatten die Sporen in situ gekeimt und wurden zu *Chantransia*-Pflanzen, gerade wie dies von Sirodot (1884) beschrieben ist. Die vegetativen Zellen sowie auch die Sporen der *Chantransia*-Pflanze bieten in cytologischer Hinsicht kein besonderes Interesse dar.

Wenn Schmitz (1883) angibt, dass die beiden Geschlechtskerne bei den Florideen sich vereinigen, so beruht das nicht auf directer Beobachtung des Verschmelzungsakts, sondern auf der Thatsache, dass zuerst zwei Kerne vorhanden sind, später aber nur einer; daraus zieht er den Schluss, dass sie mit einander verschmolzen sind. Wille (1894) beobachtete die Verschmelzungsakte bei *Nemalion,* seine Beschreibung ist aber sehr unvollkommen hinsichtlich der cytologischen Details. Davis (1896) konnte die Verschmelzung bei *Batrachospermum* nicht beobachten; er gibt an, dass der Spermatiumkern nicht in den

---

[1] Bei der Kleinheit dieser Objecte konnte ich nicht constatiren ob Centrosomen vorhanden sind oder nicht.

Trichophor eindringt, sondern dass er im Trichogyn stehen bleibt um dort zu Grunde zu gehen. Davis hat aber selbst gefunden, dass isolirte, gegen Einwirkung von Spermatien geschützte, weibliche Exemplare keine Frucht entwickeln. Nach Davis besitzt Trichogyn sowohl als Trichophor seinen eigenen Kern. Ich habe in meinen Präparaten nicht die geringste Andeutung eines Kernes im Trichogyne gesehen vor Eintritt des Spermatiumkernes.

Oltmanns (1898) hat die Verschmelzung der Geschlechtskerne bei *Dasya* beobachtet. Von *Dudresnaya* redet er folgendermaassen: „Die Spermatien setzen sich an der Trichogyne fest und es beginnt zweifellos ein normaler Sexualakt, wie ihn Wille für *Nemalion* beschrieben hat. Ich habe nicht alle Stufen verfolgt, aber ich finde an der Spitze einen unverkennbar aus dem Spermatium ausgetretenen Kern, sehe wiederholt zwei Kerne in mehr oder weniger grosser Entfernung von einander und beobachtete schliesslich einen solchen an der Basis des Carpogoniums liegend. Diesen spreche ich als Verschmelzungsprodukt von Sperma- und Eikern an. Die Verschmelzung als solche habe ich nicht verfolgt, da die Dinge, mir persönlich wenigstens, zu wahrscheinlich waren, um eine eingehendere Untersuchung verlockend erscheinen zu lassen.“ Ich kann aber nicht zugestehen, dass sorgfältige Untersuchungen über diesen Punkt überflüssig sind; besonders wichtig ist es, nach Methoden zu operiren, welche die Kerne von anderen Zellbestandttheilen scharf und sicher unterscheiden lassen.

Die Frage nach dem Generationswechsel bei den Florideen habe ich bereits an anderer Stelle (Osterhout 1896) erörtert. Oltmanns ist der Ansicht, dass ein echter Generationswechsel vorhanden sei. Der Einwand, worauf de Bary (1870) Gewicht gelegt hat, dass bei den Florideen (sowie auch bei den Ascomyceten) eine Abrundung resp. Lostrennung des Eies nicht vorkommt, findet bei Oltmanns keine Erwähnung. Ich bin sehr geneigt, einen Generationswechsel bei den Florideen anzunehmen, obwohl die Frage nicht entschieden werden kann, bis die Zahl der Chromosomen ermittelt ist. Ist aber ein solcher Generationswechsel vorhanden, so kann man sagen, dass die Entwickelung des Sporophyts die gleiche Tendenz bei den Florideen und Lebermoosen zeigt. Die einfachsten Formen (*Callithamnion, Riccia*) besitzen sehr wenig vegetatives Gewebe im Sporophyt; die hoch entwickelten dagegen (*Anthoceros, Rhabdonia*) zeichnen sich durch ihren Reichthum an solchem Gewebe aus. Soche hoch entwickelte Sporophyten sind aber bei den Lebermoosen über den

Thallus gehoben, um die Sporen besser verbreiten zu können, bei den Florideen dagegen in den Thallus eingesenkt, um besser geschützt zu sein.

Nachdem das Obige niedergeschrieben wurde, gelangt eine Arbeit von W. Schmidle (Bot. Zeit. LVII, 125, 1899) in meine Hände, welche die Befruchtung von *Batrochospermum* behandelt. Schmidle gibt an, dass jedes Spermatium stets zwei Kerne enthält. Nach meinen Befunden besitzt das Spermatium nur einen Kern, welcher allerdings im Spermatium fragmentiren kann, falls er nicht in das Trichogyn einwandert. Dies ist aber als eine Desorganisationserscheinung aufzufassen. Den Verschmelzungsakt hat Schmidle nicht beobachtet, schliesst aber auf eine Verschmelzung der Geschlechtskerne.

University of California.

Berkeley, California, U. S. A.

Litteraturverzeichniss.

de Bary, A., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, von A. de Bary und M. Woronin Dritte Reihe pag. 86. Frankfurt 1870.

Davis, B. M., The Fertilization of *Batrachospermum.* Annals of Botany, X, 49. 1896.

Lawson, A. A., Some Observations ou the Developement of the karyokinetic Spindle in the Pollen-Mother-Cells of *Cobaea scandens, Cav.* Proc. California Academy of Sciences. 3d. Series. I, 119. 1898.

Oltmanns, Fr., Zur Entwickelungsgeschichte der Florideen. Bot. Zeit. LVI, 99. 1898.

Osterhout, W. J. V., On the Life-History of *Rhabdonia tenera, J. Ag.* Annals of Botany, X, 403. 1896.

Schmitz, Fr., Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. Sitzungsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften. 1883.

Setchell, W. A., Concerning the Structure and Developement of *Tuomeya fluviatilis, Harv.* Proc. Am. Acad. of Arts and Sciences XXV, 53. 1890.

Sirodot, Les Batrachospermes etc. Paris 1884.

Wille, N., Befruchtung bei *Nemalion multifidum, J. Ag.* Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1894, p. 50.

Williams, C. L., The Origin of the karyokinetic Spindle in *Passiflora coerulea, Linn.* Proc. Cal. Acad. of Sciences. Third. Series. I, 189. 1899.

Figurenerklärung.

Fig. 1 ist unter Benutzung einer Leitz'schen $^1/_{16}$ Oelimmersion und Huyg. Oc. 4; Fig. 2–6 unter Benutzung einer Zeiss'schen Apochromat. 2 m. m. N. A. 1,30 und Comp. Oc. 8; Fig. 7 wie Fig. 2—6, aber mit Comp. Oc. 18; sämmtliche Figuren mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates entworfen.

Fig. 1. Carpogonium vor der Befruchtung. Der Trichophor enthält einen Kern; das Trichogyn ist mit vacuolisirtem Protoplasma angefüllt; seine Wand ist an der Basis dick, wird aber nach oben zu dünner.

Fig. 2. Antheridium, grob vacuolisirtes Protoplasma enthaltend, mit einem Kern.

Fig. 3. Spermatium an dem Trichogyn sitzend; die Wand ist an der Berührungsstelle resorbirt und die Plasmamassen haben sich vereinigt.

Fig. 4. Zwei Geschlechtskerne im Augenblick der Verschmelzung; die Kernwände sind schon an der Berührungsstelle resorbirt. Eine leere Spermatiumwand sitzt an der Trichogynspitze.

Fig. 5. Nach Verschmelzung der Kerne hat der Trichophor an Grösse zugenommen und einen Fortsatz hinausgetrieben. Das leere Spermatium hat den männlichen Kern geliefert; neben ihm ein Spermatium mit Kern, oben rechts ein Spermatium, dessen Kern fragmentirt hat.

Fig. 6. Der Trichophor hat zwei Zellen abgesondert, eine (rechts) schmiegt sich dicht an der Centralachse an; bei der anderen (links) hat sich der Kern getheilt. Diese zwei Zellen wachsen zu Gonimoblasten aus. Unten sieht man einen sterilen Faden, aus der Centralachse hervorsprossend. Oben ist das Trichogyn abgebrochen.

Fig. 7. Entstehung eines Seitensprosses aus einer Gliederzelle. Die Tochterzelle ist nur durch einen engen Hals mit der Mutterzelle verbunden. Durch diesen Hals muss der Tochterkern einwandern. Die schiefe Orientirung der Spindel ist typisch.

Litteratur.

Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Von **E. Strasburger, F. Noll, H. Schenck** und **A. F. W. Schimper.** Mit 667 zum Teil farbigen Abbildungen. Vierte verbesserte Auflage. Jena, Verl. von Gustav Fischer. 1900. Preis brosch. 7 Mk. 50 Pfg., geb. 8 Mk. 50 Pfg.

Zwischen der dritten und der vierten Auflage des bekannten Lehrbuches liegt nur ein Zwischenraum von $1^1/_2$ Jahren, trotzdem zeigt die neue Auflage vielfach die ergänzende und bessernde Hand der Verfasser. Die Zahl der Abbildungen ist um fünfzig vermehrt und namentlich die „äussere Morphologie“ in breiterer Darstellung gegeben, was gewiss nur als ein Vorzug der neuen Auflage zu betrachten ist, und auch sonst sind vielfach Veränderungen vorgenommen. Auf Einzelheiten sei hier nicht eingegangen, nur möchte ich zur Erwägung stellen, ob denn die üblichen Familiendiagnosen mit ihrem „meist“ und andern einschränkenden und die Ausnahmen andeutenden Bemerkungen didaktischen Werth haben? Wäre es nicht besser, irgend eine Form als Beispiel zu schildern und daran die Abweichungen anzureihen? Für didaktisch wichtig halte ich auch die (hier aufgegebene) Eintheilung der Sympetalen in Pentacyclicae und Tetracyclicae - erstere stellen doch sicher Entwickelungsreihen dar, die mit den letzteren nicht sehr viel gemeinsam haben. Von Lathraea wird jetzt angeführt, sie zeige „auch nahe Beziehungen zu den Rhinanthoïden“, vielleicht bringt sie die fünfte Auflage wirklich dahin, denn mit Orobanche hat sie nur den Parasitismus gemeinsam. — Trotz der Verbesserungen und der Vermehrung der Zahl der Abbildungen ist, was im Interesse der Studierenden liegt, der Umfang des Buches nur wenig gewachsen.

K. Goebel.

Das Pflanzenleben der schwäbischen Alb mit Berücksichtigung der angrenzenden Gebiete Süddeutschlands dargestellt von Dr. Robert Gradmann. Mit 50 Chromotafeln, 2 Kartenskizzen, 10 Vollbildern und über 200 Textfiguren. 2. Auflage. Tübingen, Verlag des schwäbischen Albvereines. Für den Buchhandel: Kommissionsverlag von Gg. Schnürlein. 1900.

Die erste Auflage des vorliegenden Werkes war in drei Monaten vergriffen: ein Erfolg, der ein wohlverdienter war und zeigte, welches Verdienst der Verfasser und der Verein, in dessen Auftrag er sein Werk bearbeitete, sich erworben haben. Es ist ein durchaus erfreuliches Buch, geschrieben mit Lust und Liebe für die Pflanzenwelt und das schöne Stück deutscher Erde, welches es beschreibt, geschrieben aber auch mit grosser Sachkenntniss und in klarer, anregender Sprache. Nach allen Richtungen, in topographischer, pflanzengeographischer, biologischer Beziehung u. s. w. wird das Pflanzenleben der schwäbischen Alb geschildert; die wohlgelungenen Abbildungen leiten auch den Anfänger in die Kenntniss der besprochenen Pflanzen ein, und dabei erhält man überall den Eindruck, dass der Verf. sein Gebiet genau kennt und aus eigener Anschauung redet. Man kann nur wünschen, dass auch andere Gebiete eine ähnliche vortreffliche Darstellung erfahren möchten.

K. Goebel.

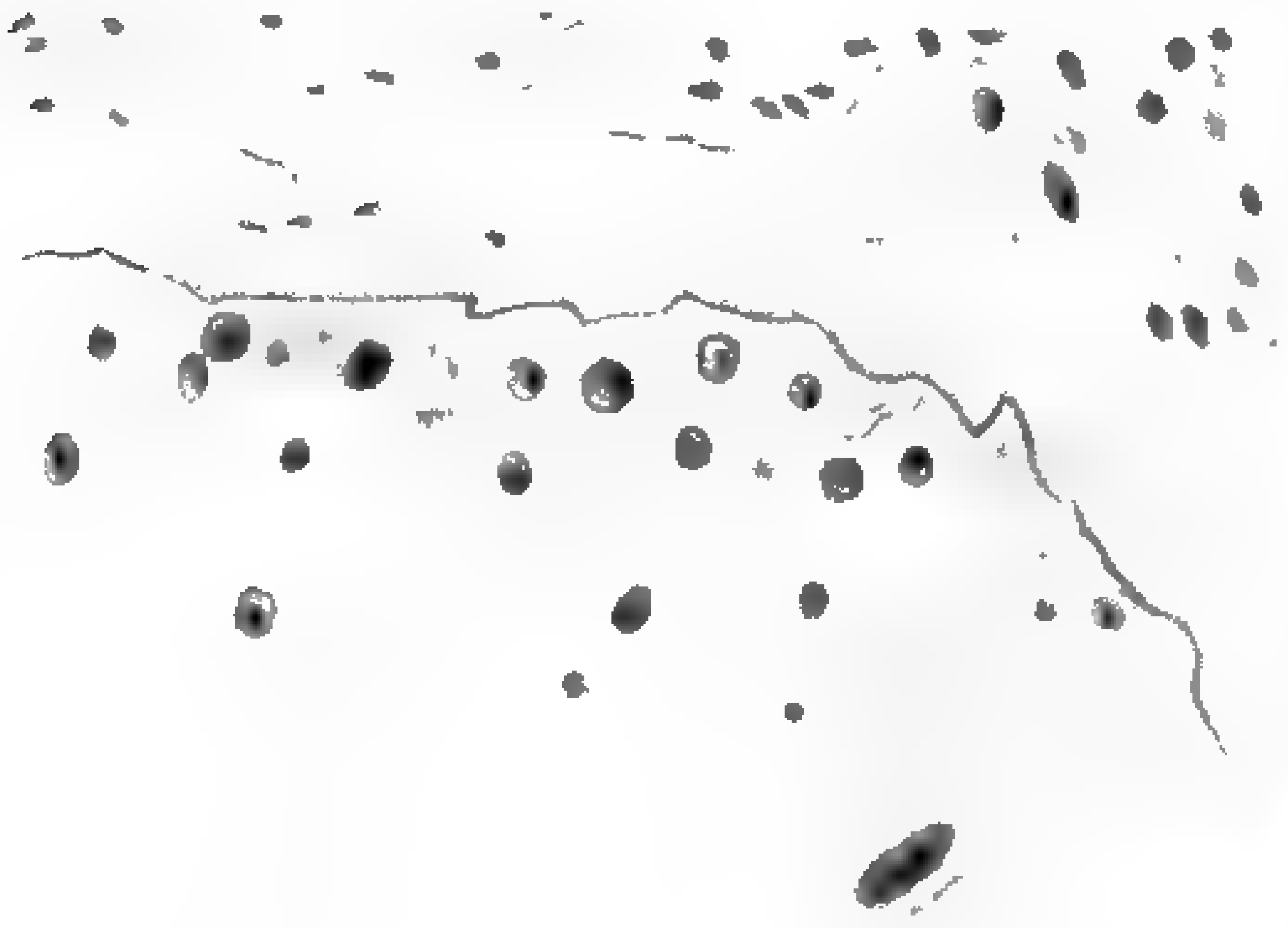


Fig. 1.

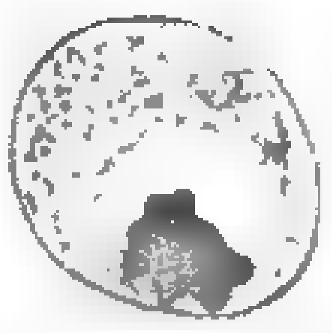


Fig. 2.

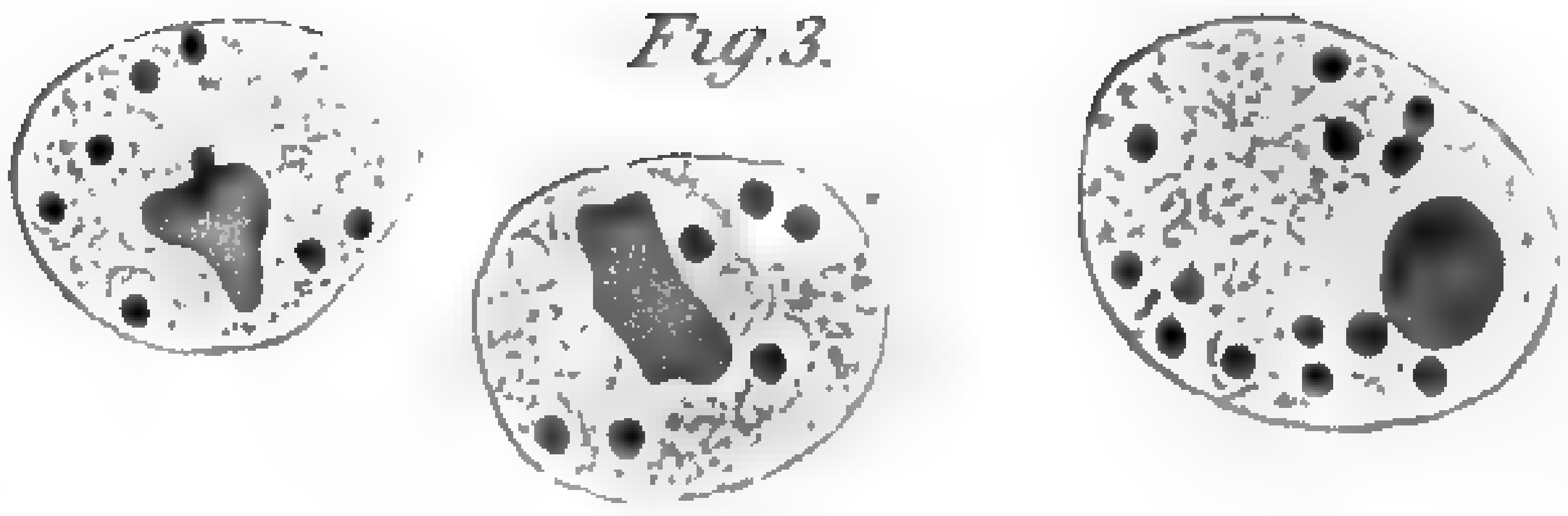


Fig. 3.

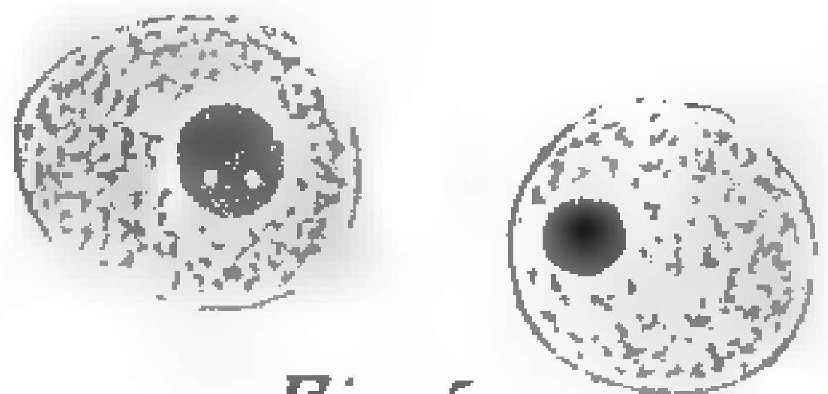


Fig. 5.

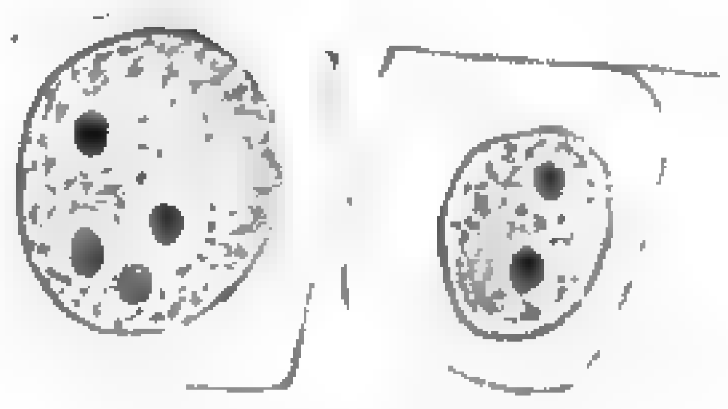


Fig. 4a.

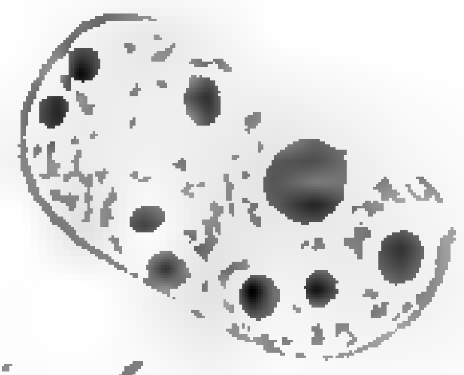


Fig. 4.

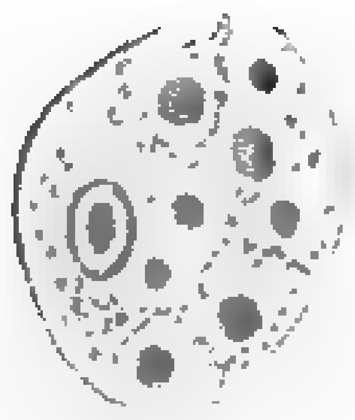


Fig. 4.

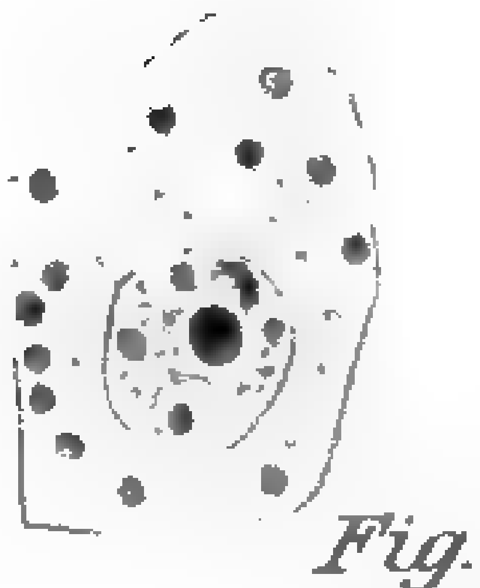


Fig. 6.

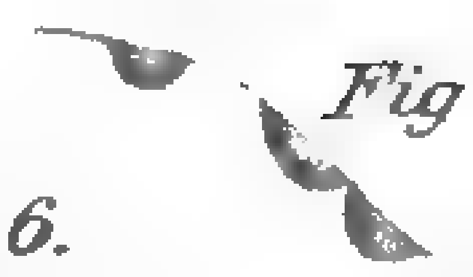


Fig. 6b.

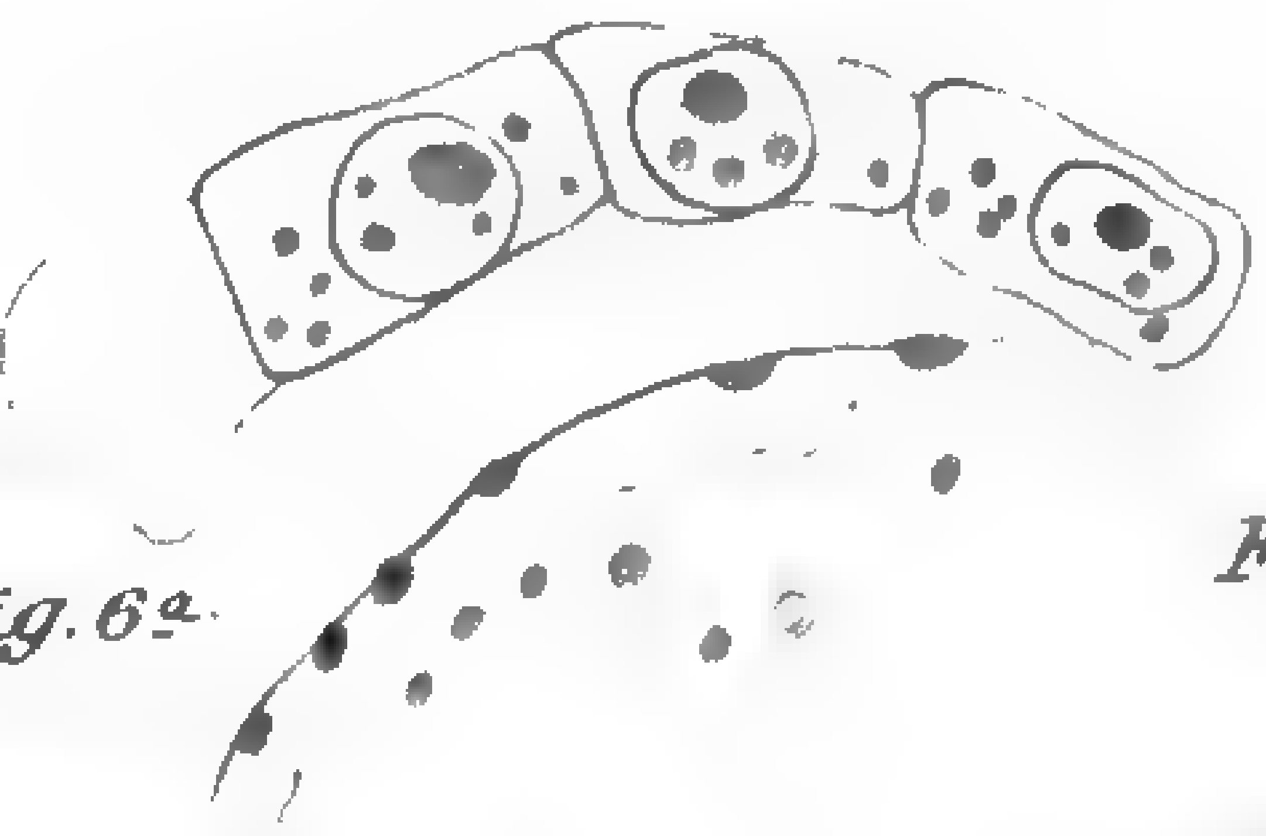


Fig. 6a.

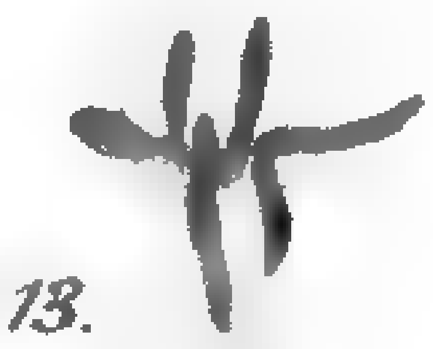


Fig. 13.

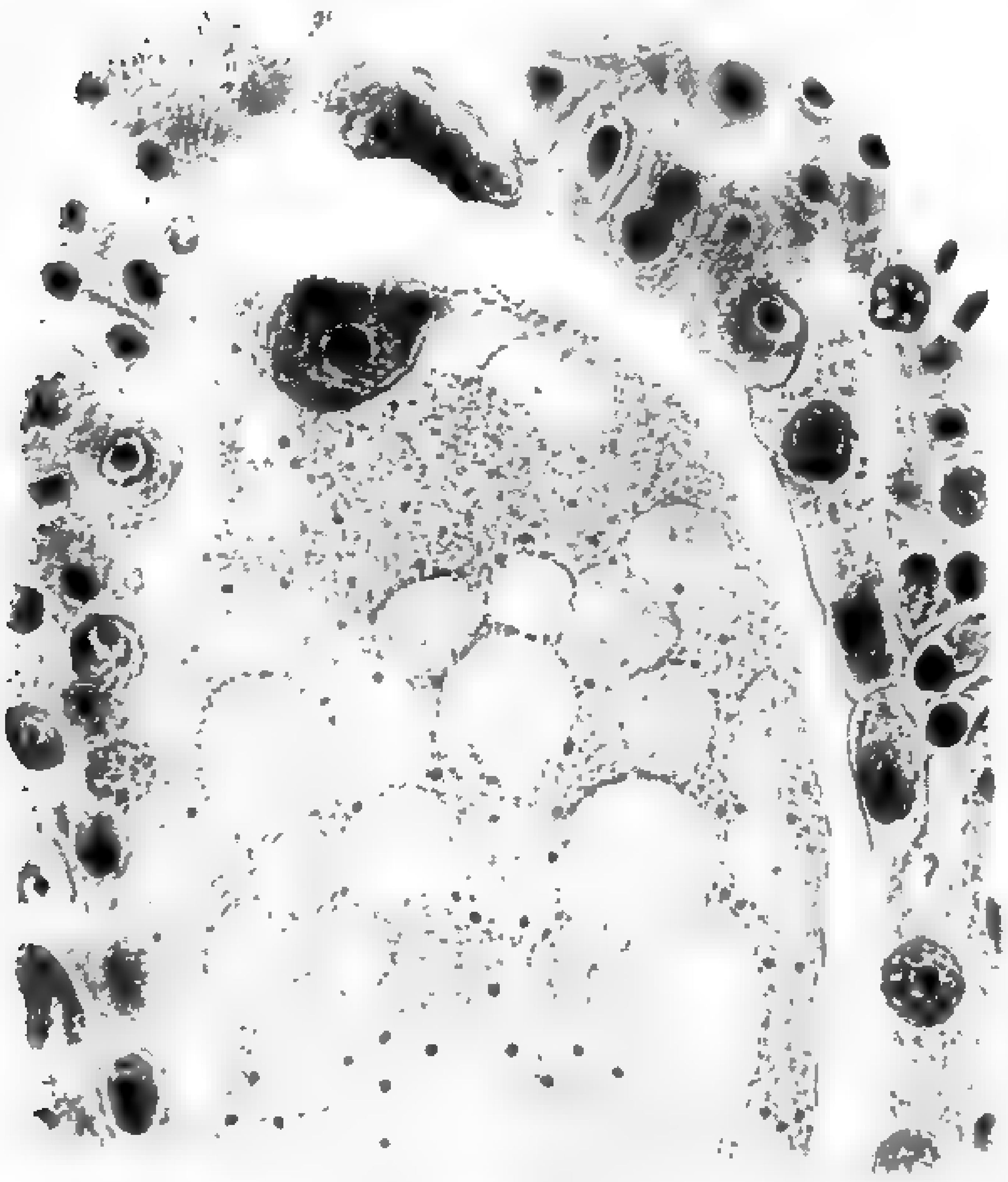


Fig. 8.

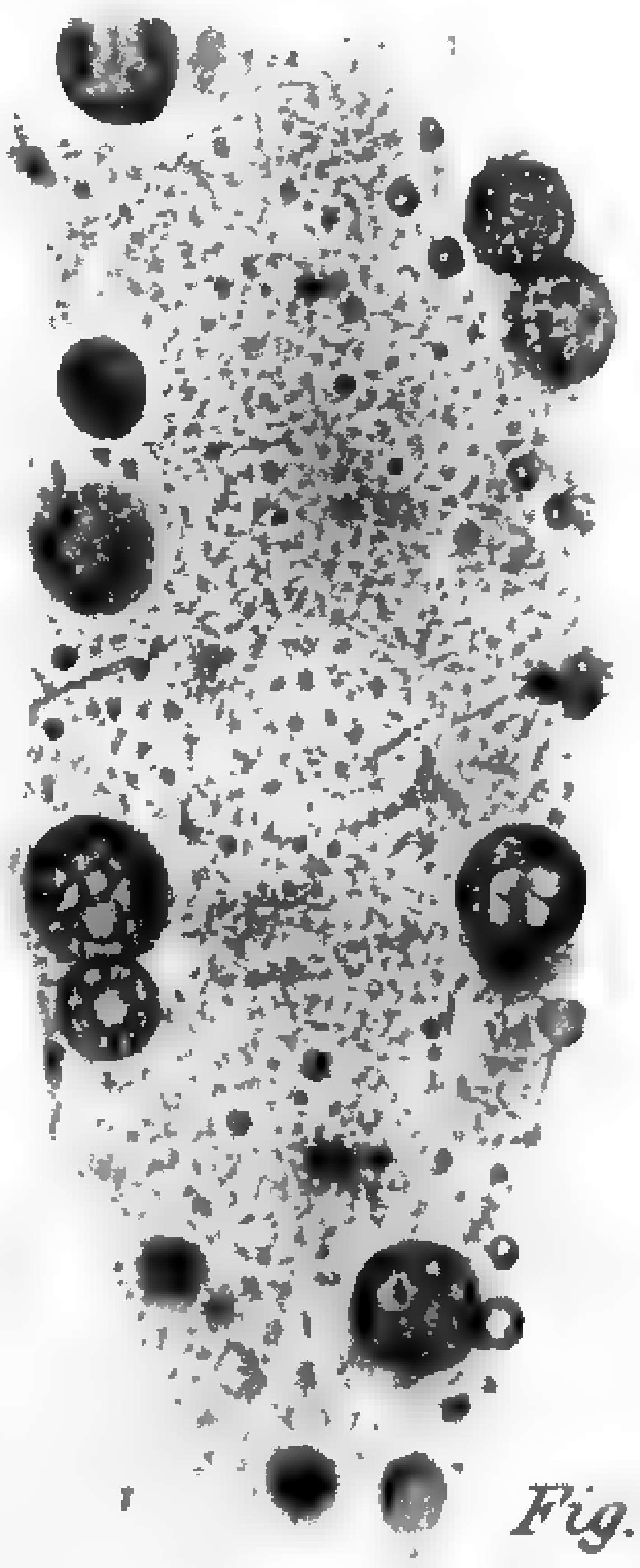


Fig. 9.

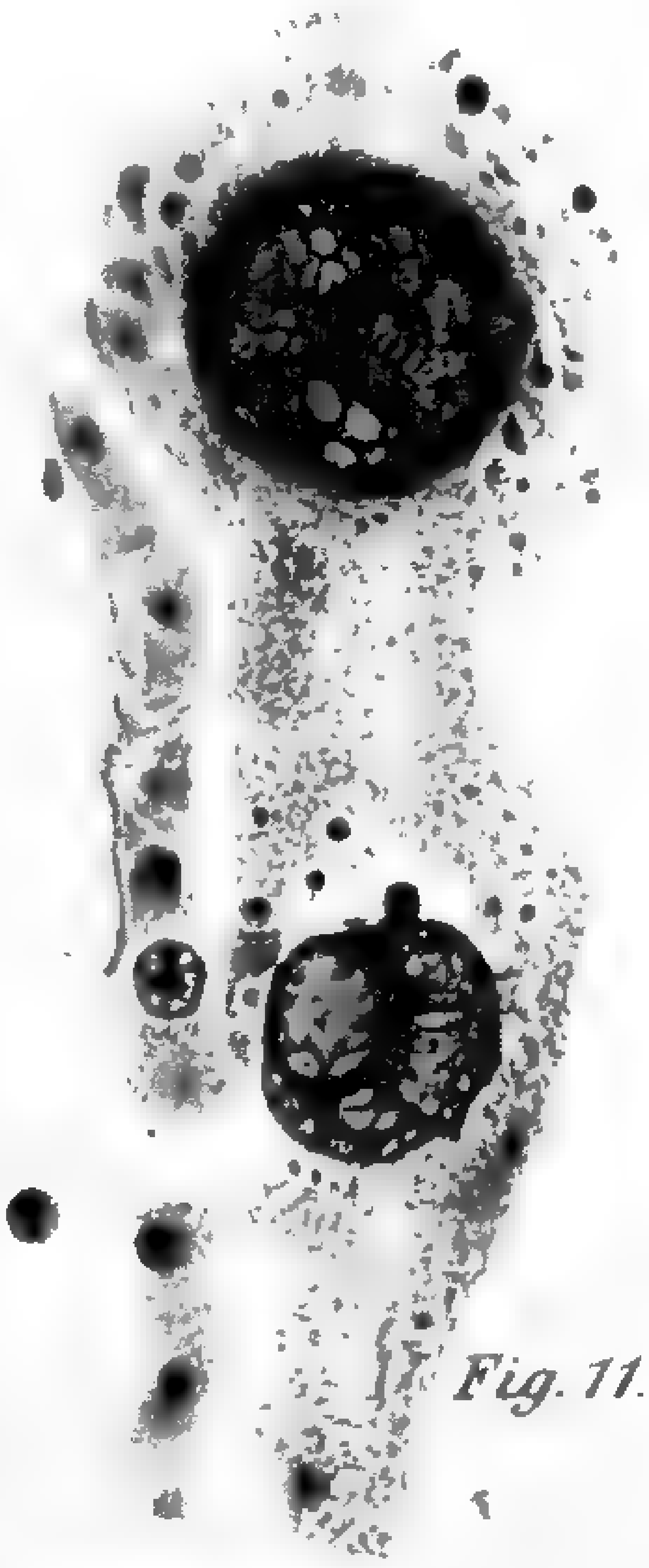


Fig. 11.

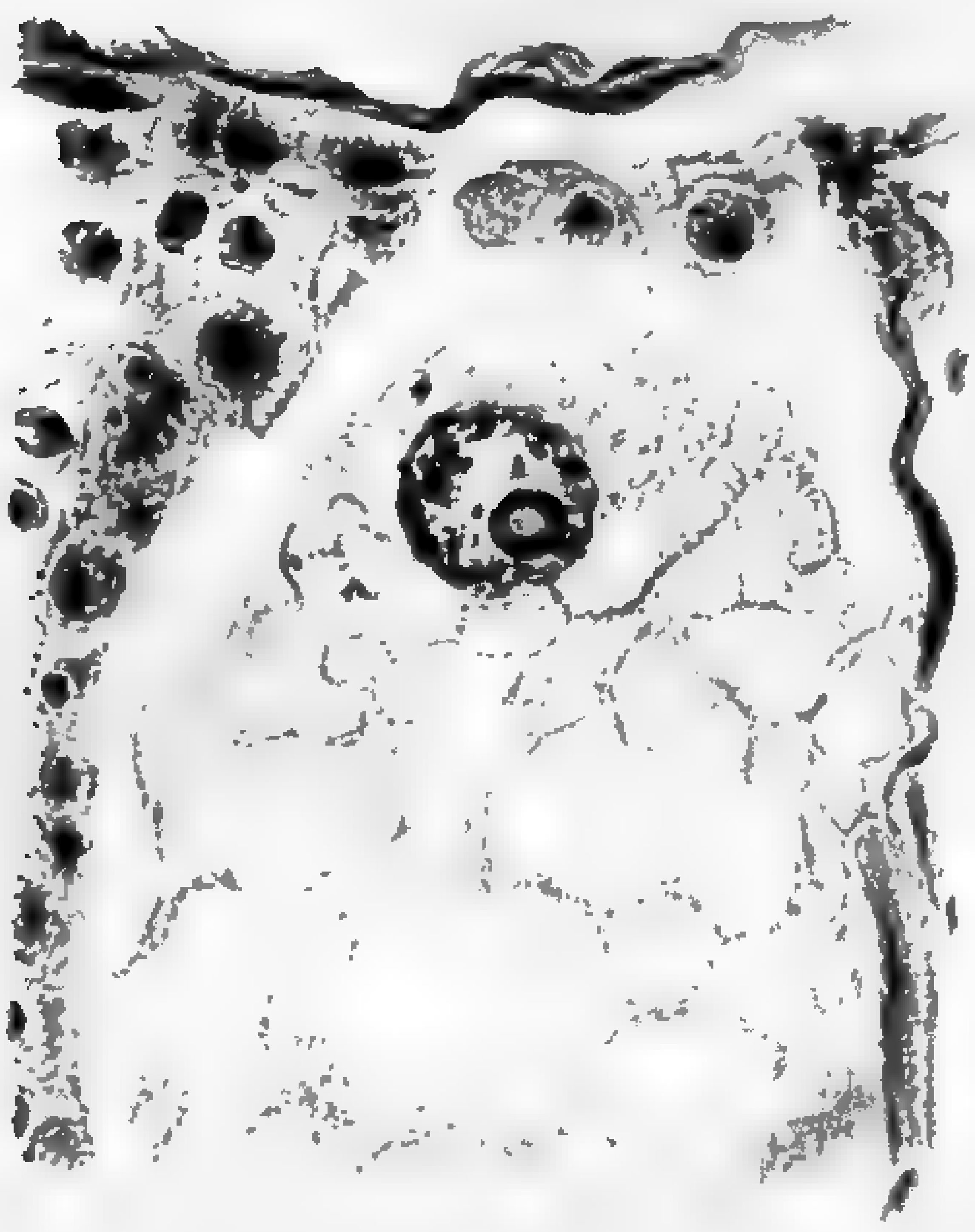


Fig. 7.

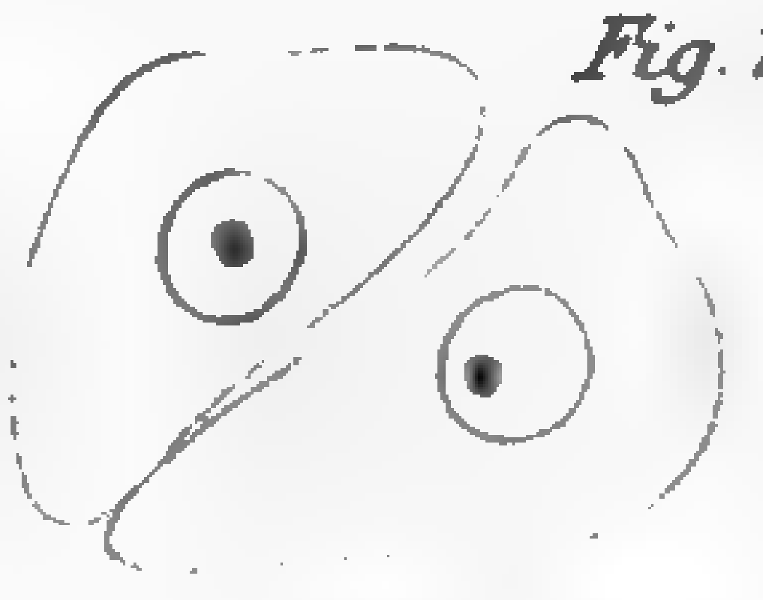


Fig. 12a.

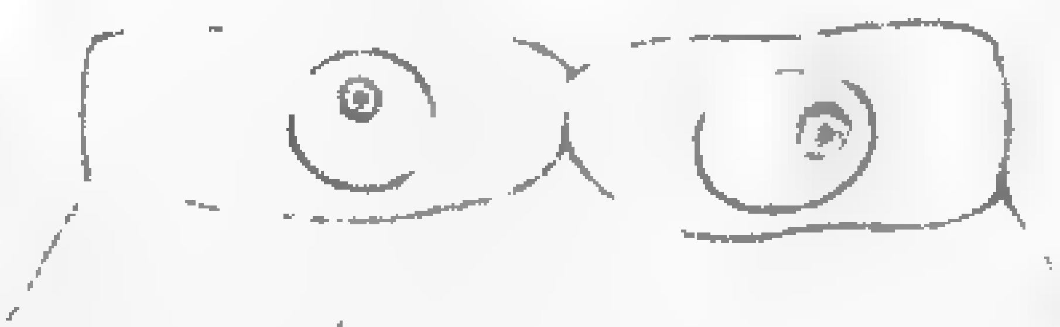


Fig. 12b.

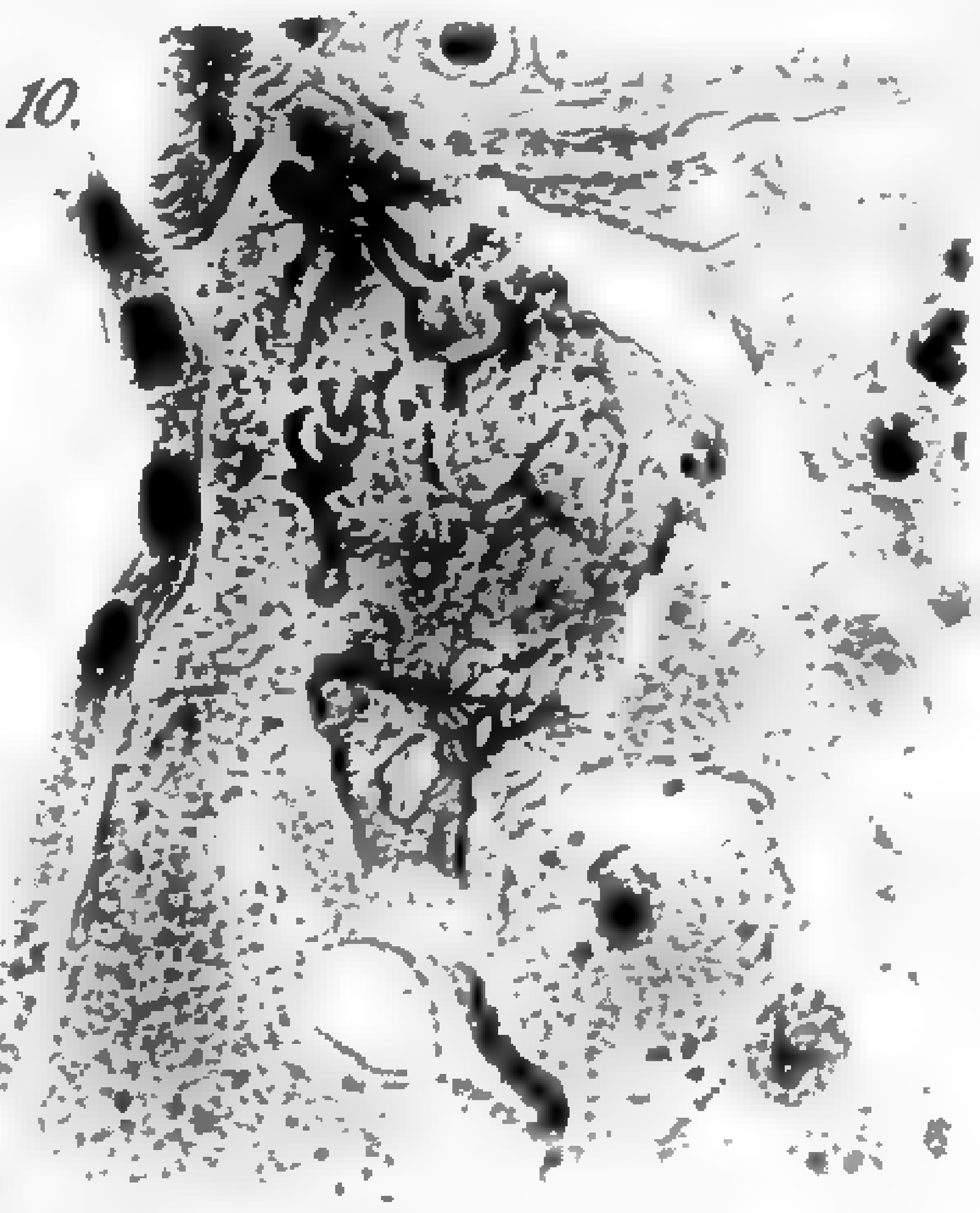


Fig. 10.

Autor del. et phot.

W. A. Meyn, Lith. Inst. Berlin S. 42

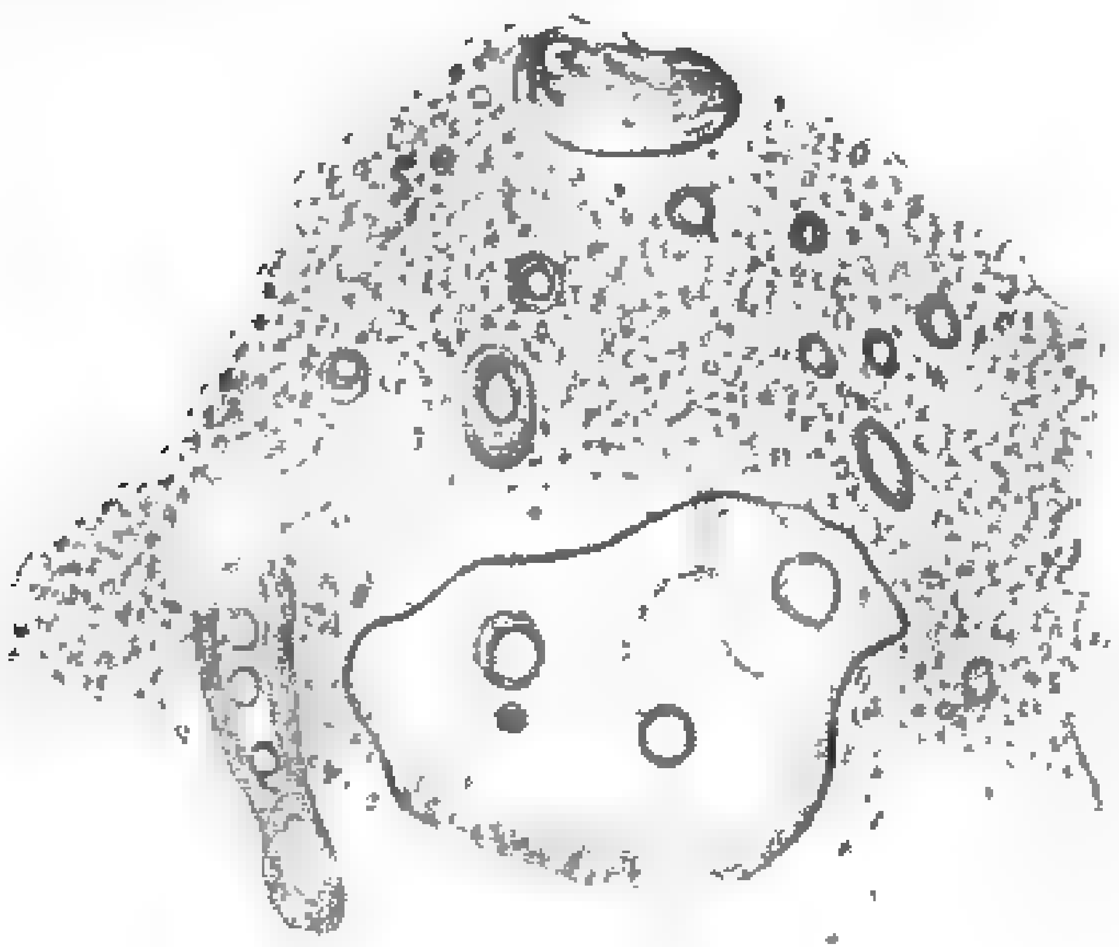


Fig. 14

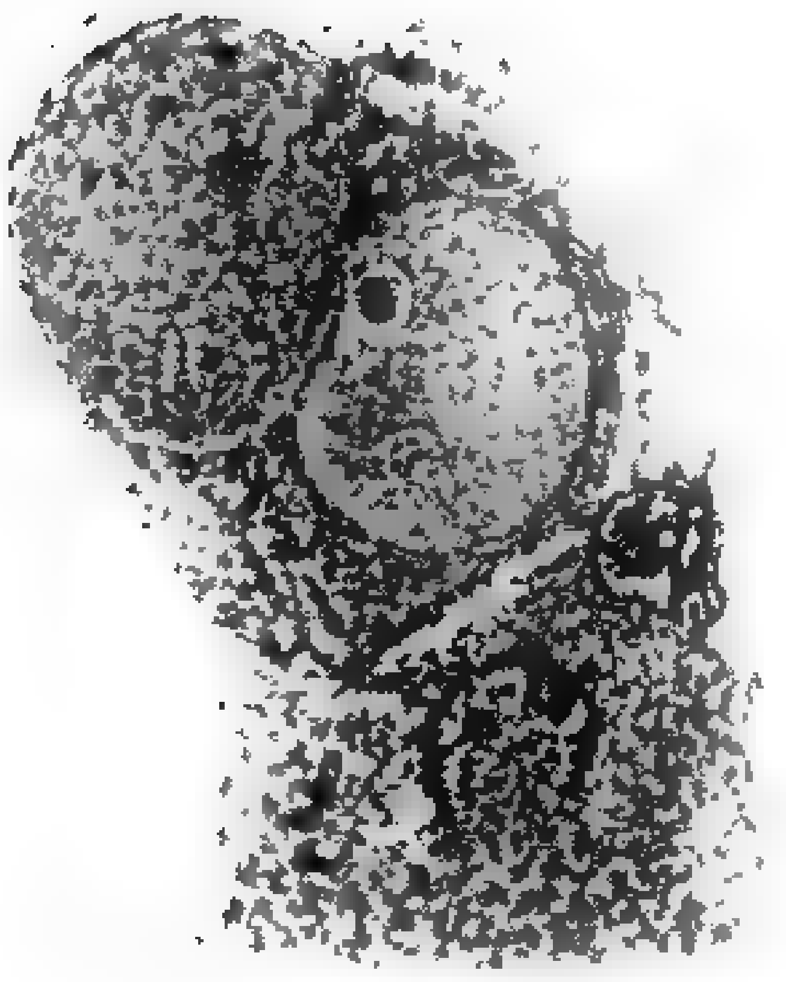


Fig. 18

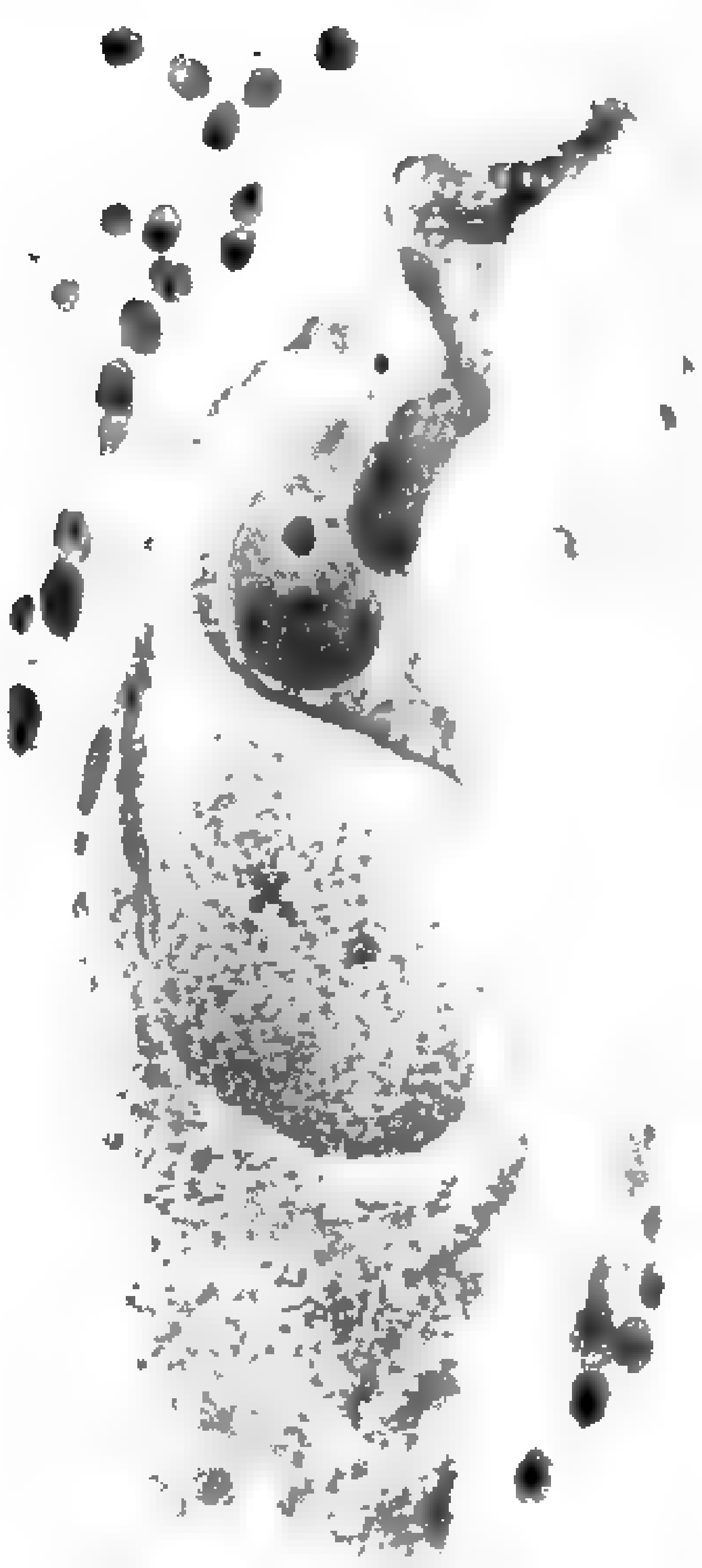


Fig. 20.

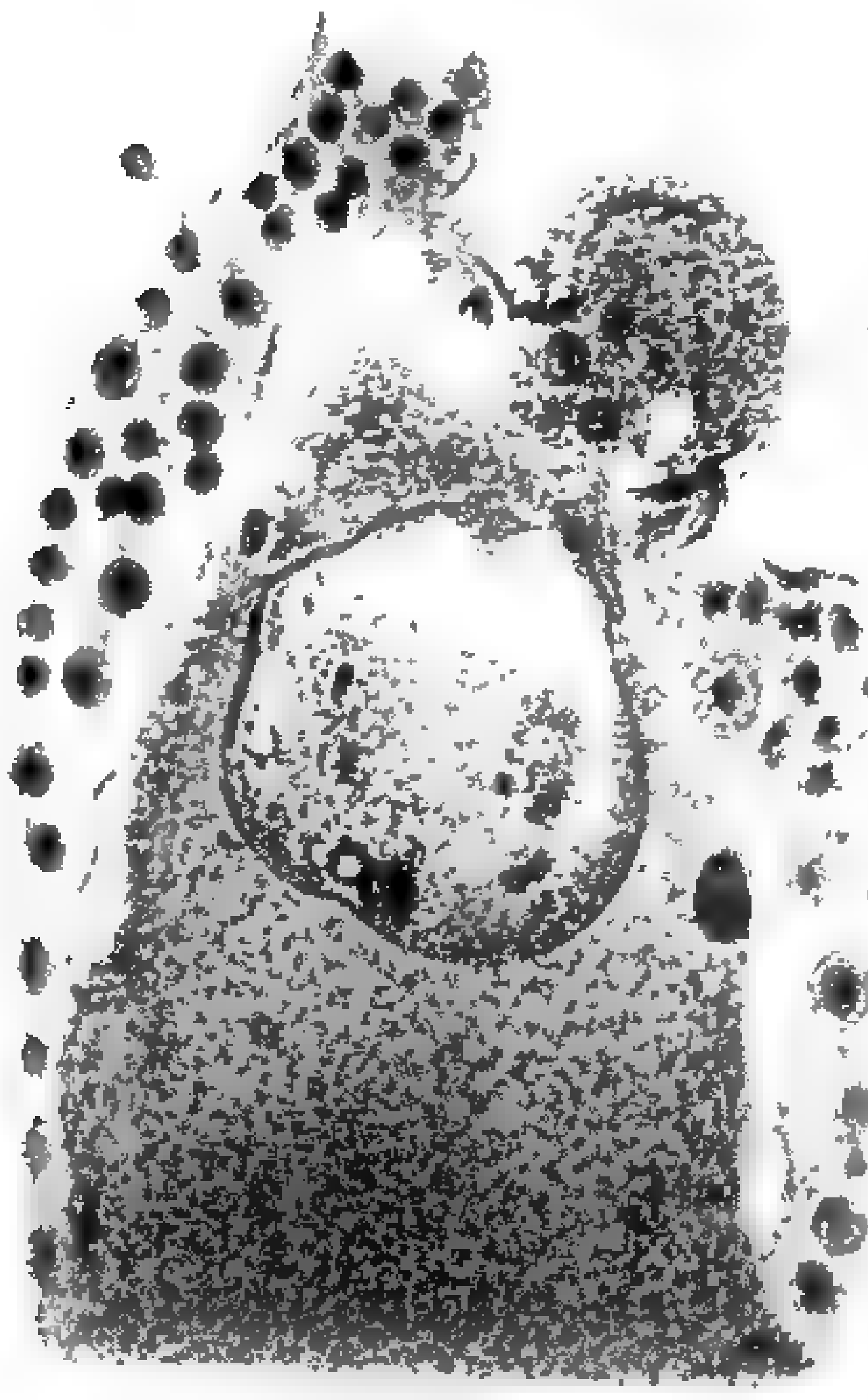


Fig. 15.

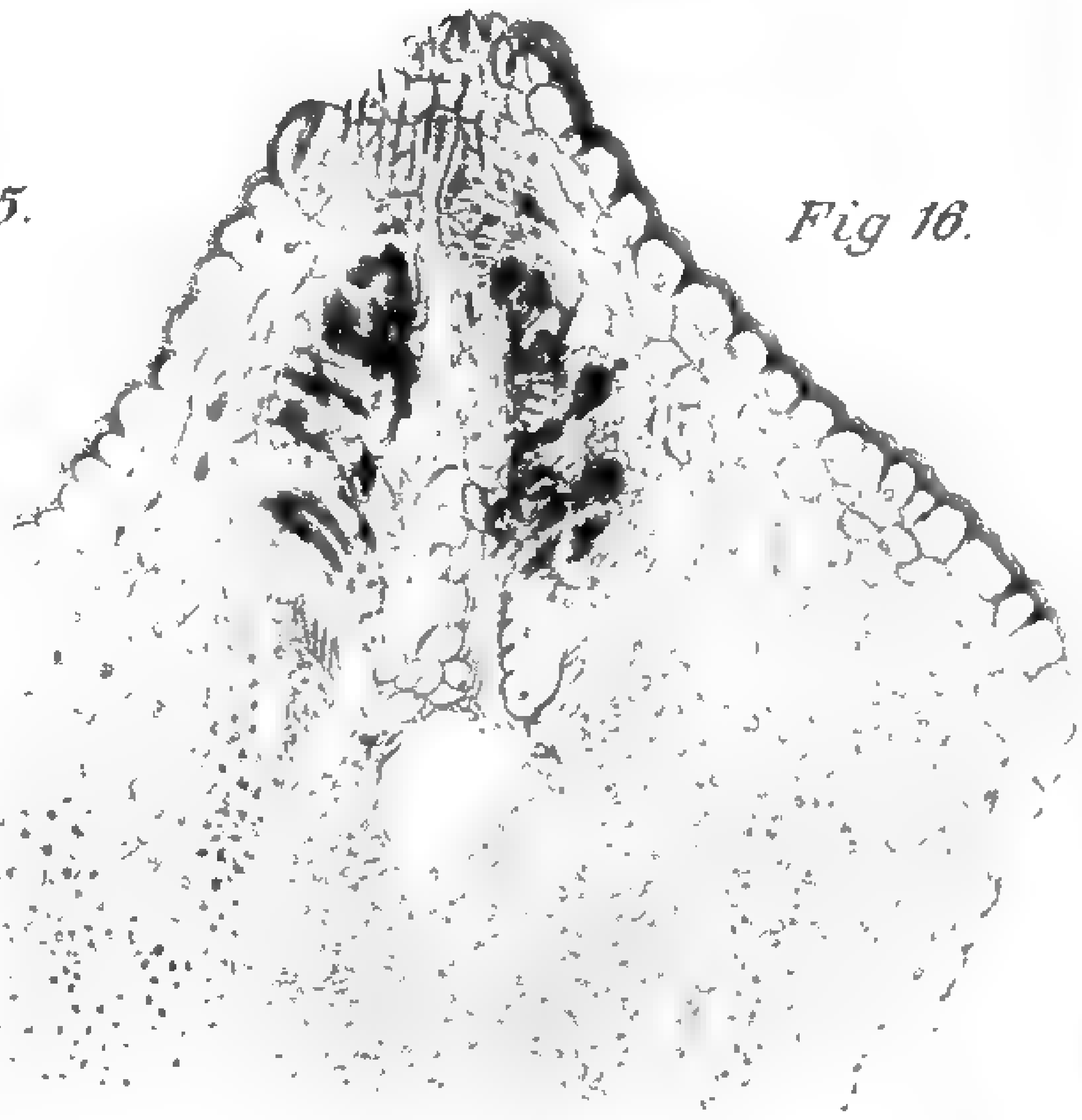


Fig 16.

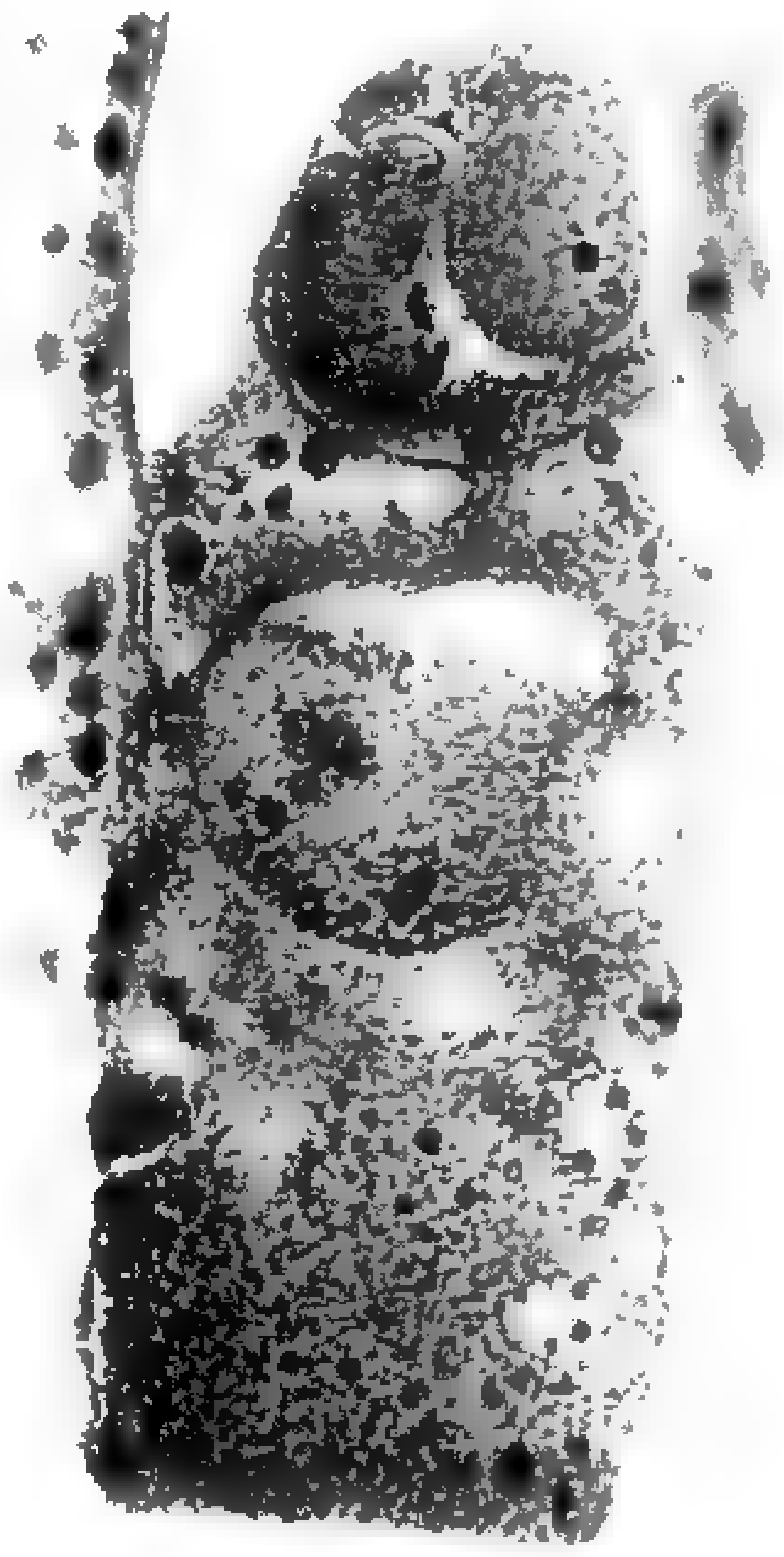


Fig. 21.

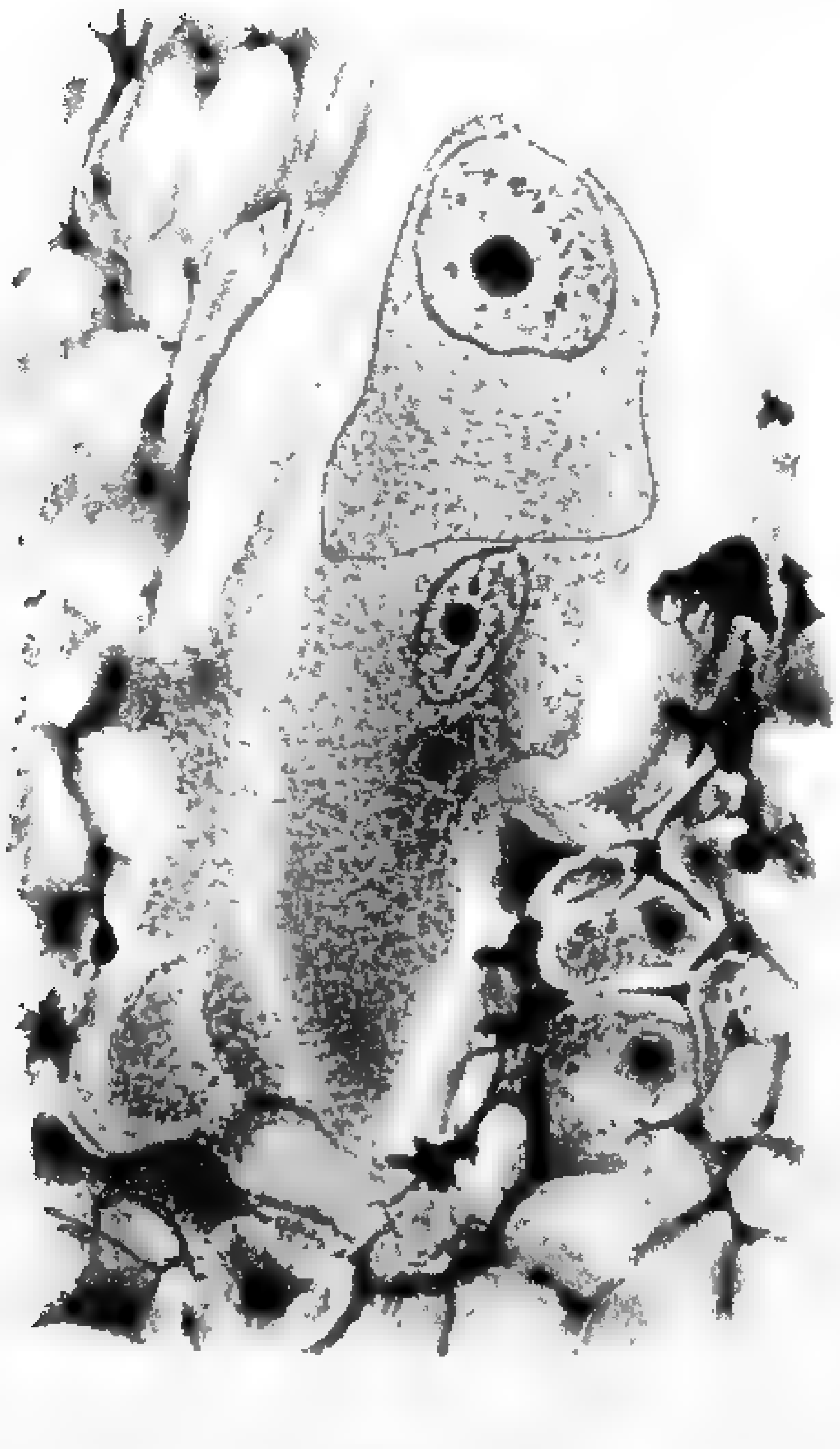


Fig. 17.

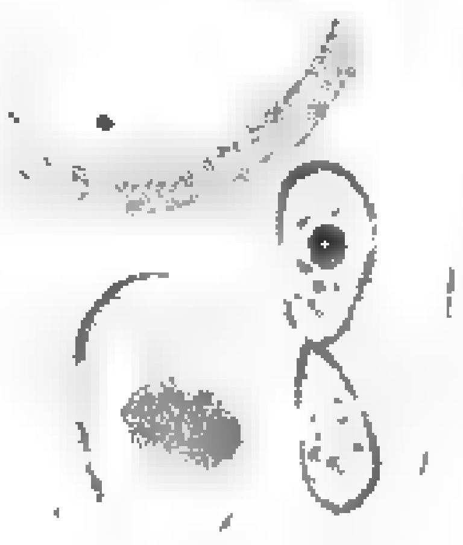


Fig. 19ª.

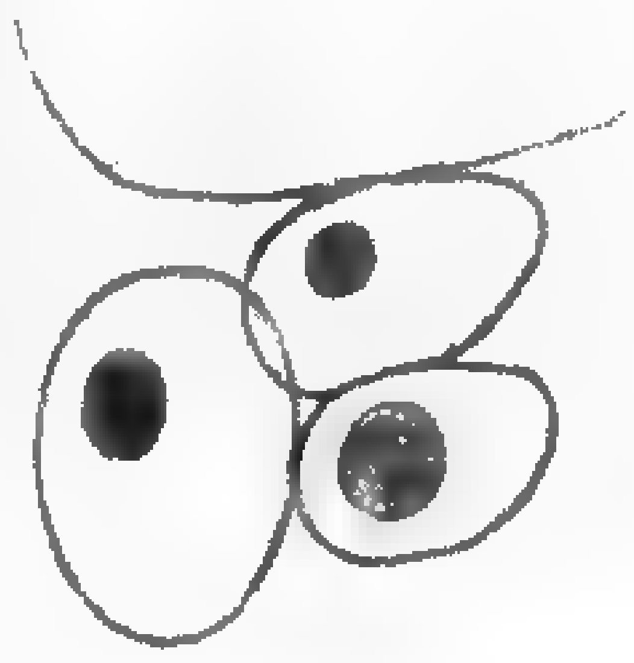


Fig. 19.

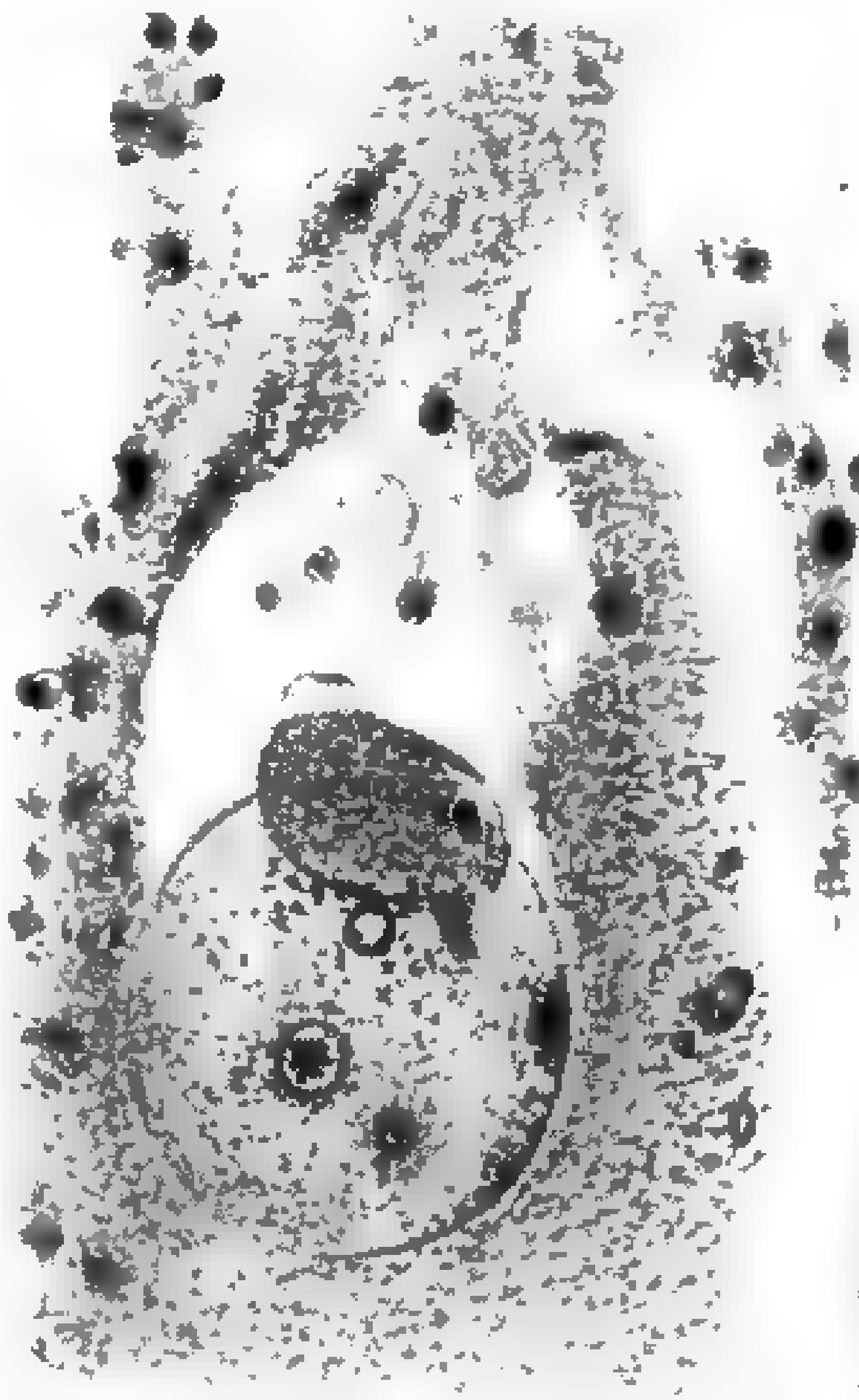


Fig. 22.

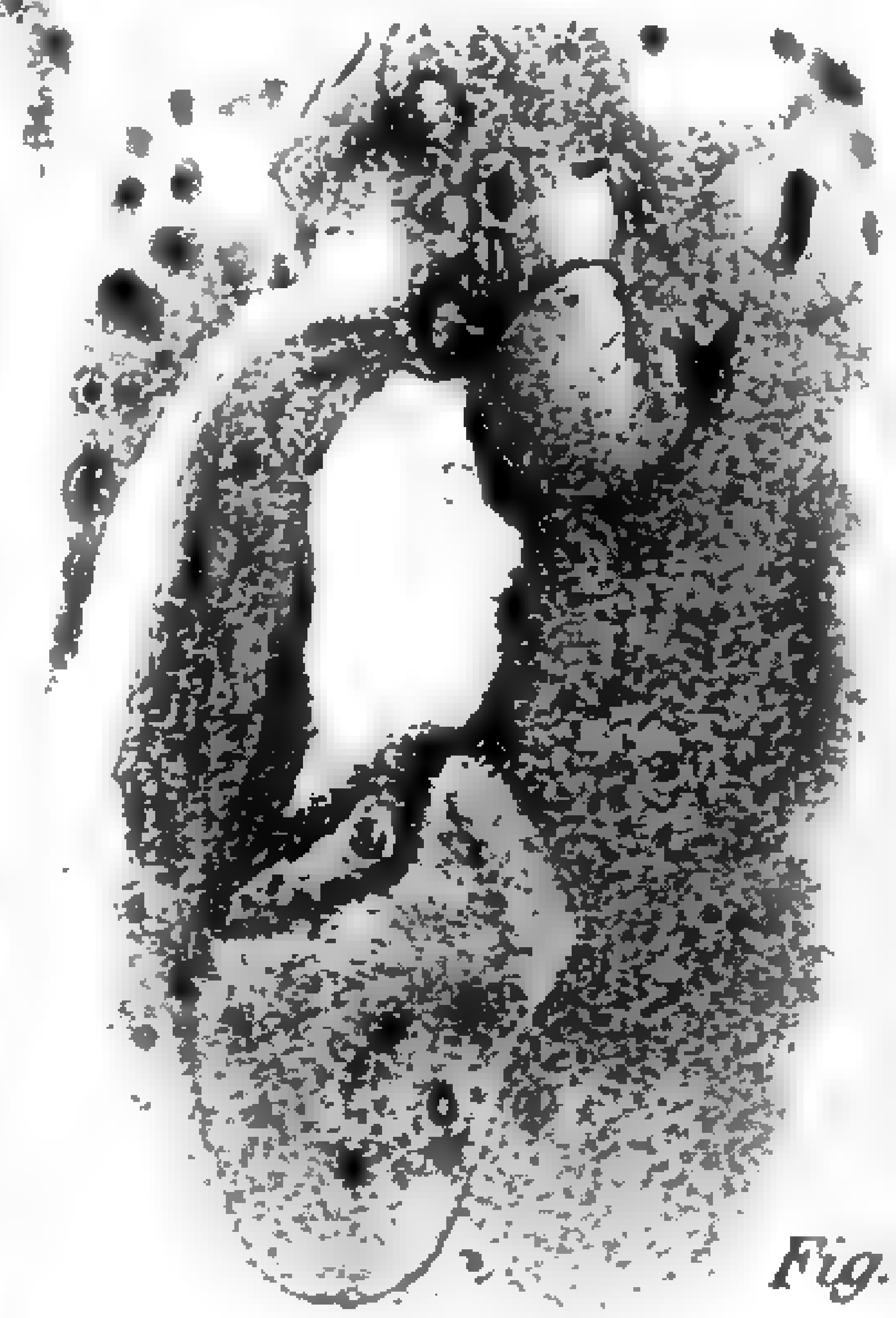
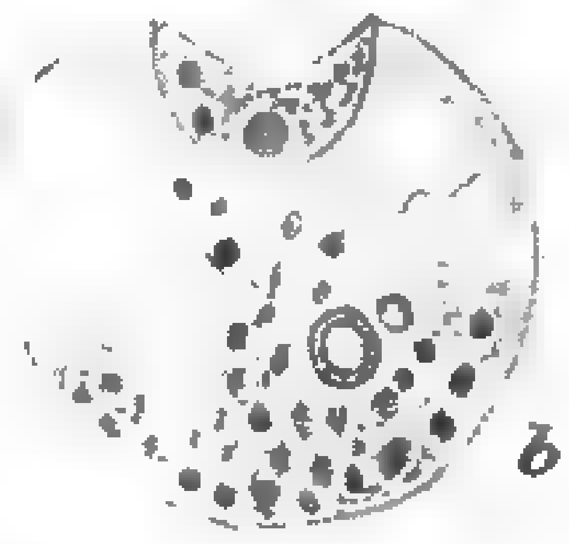


Fig. 23



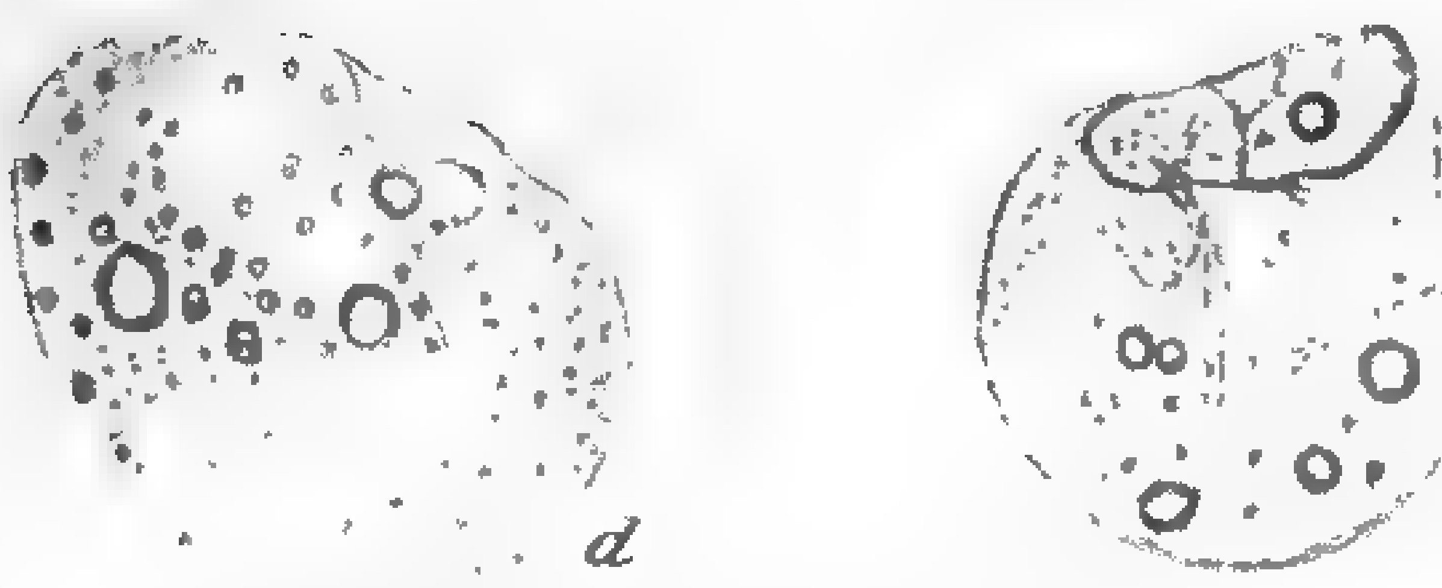


Fig. 24.

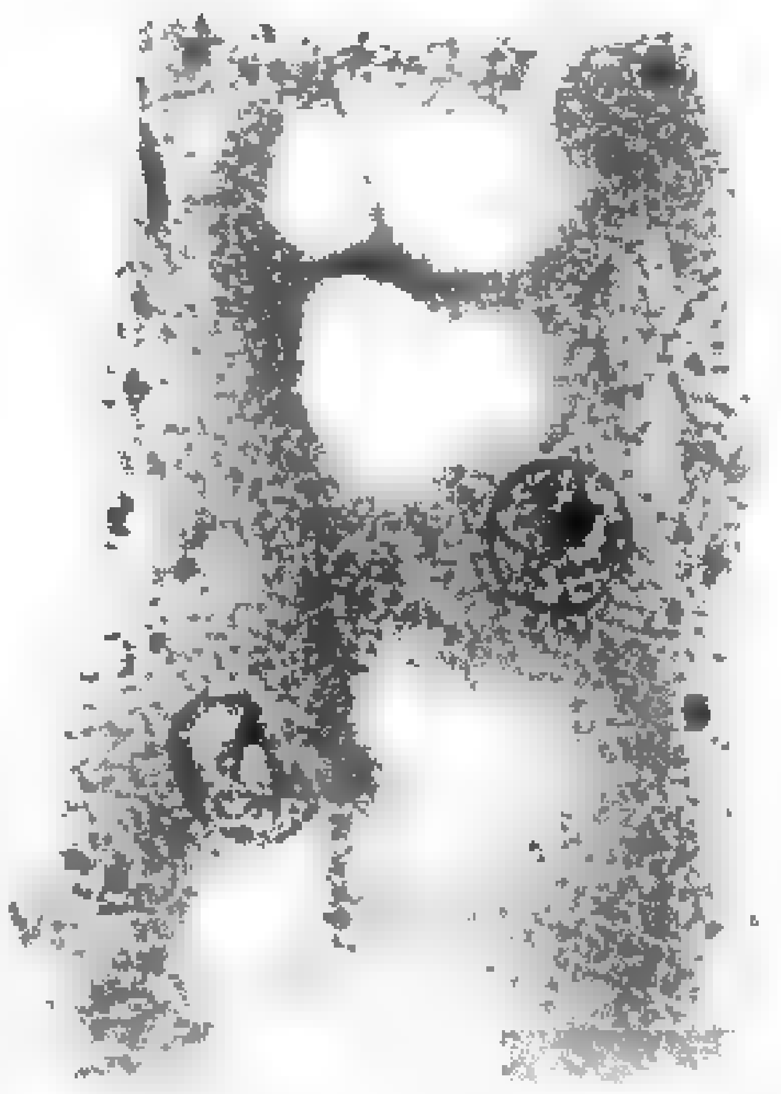


Fig. 26ª.

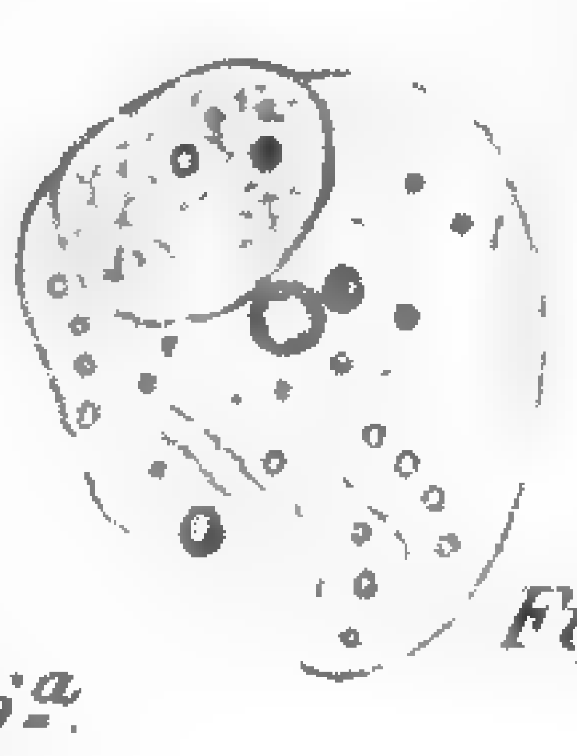


Fig 24ª.

Autor del. et phot.

W. A. Meyn, Lith. Inst., Berlin S 42.

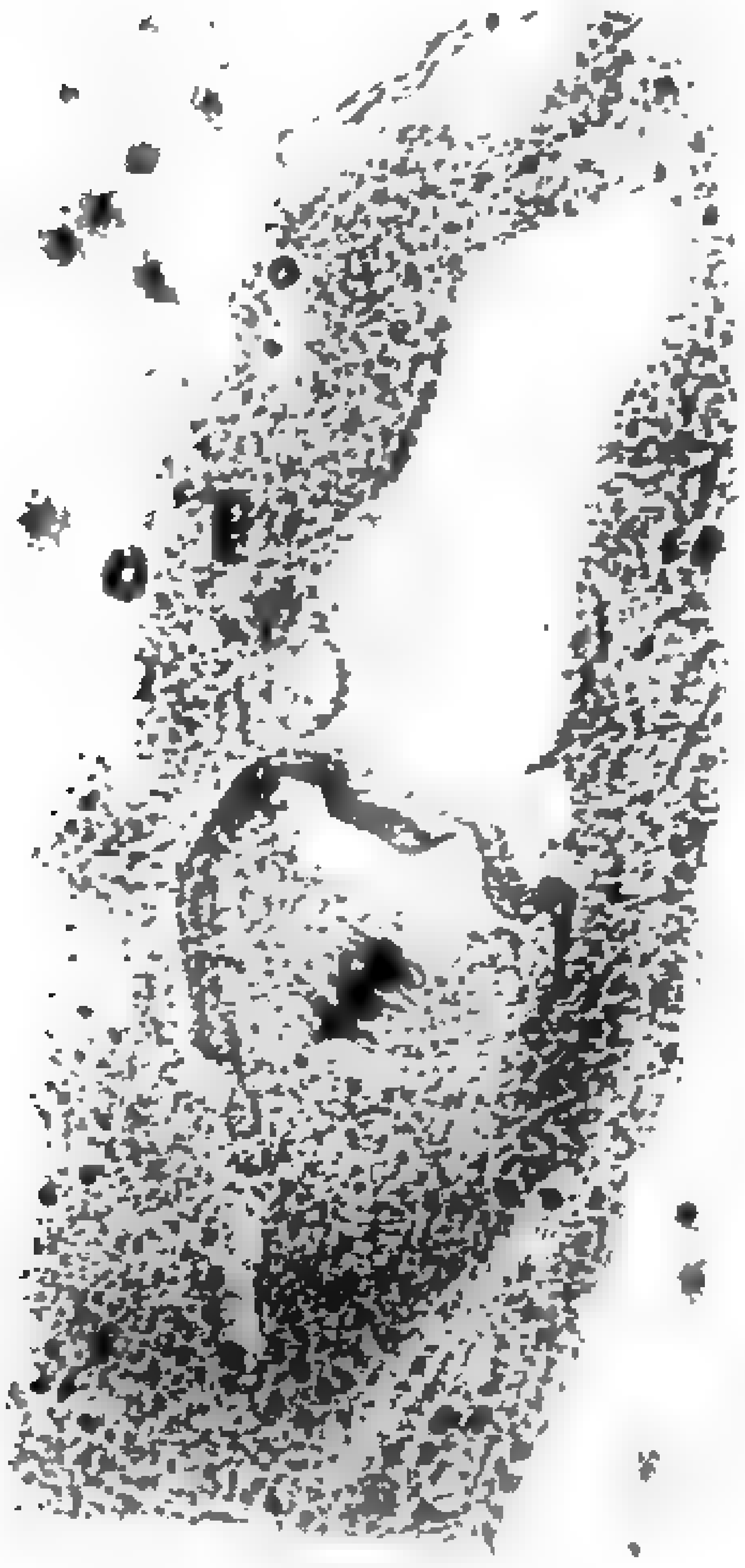


Fig 25.

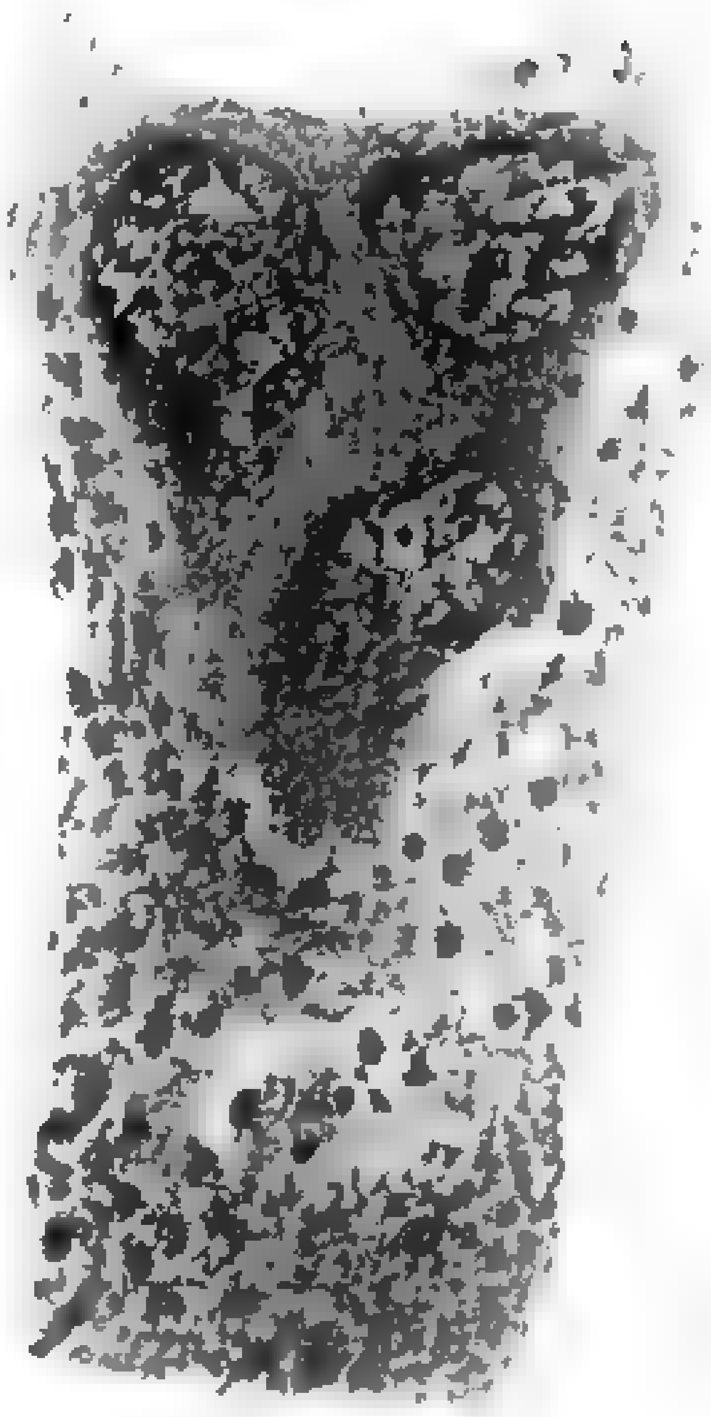


Fig. 26b.

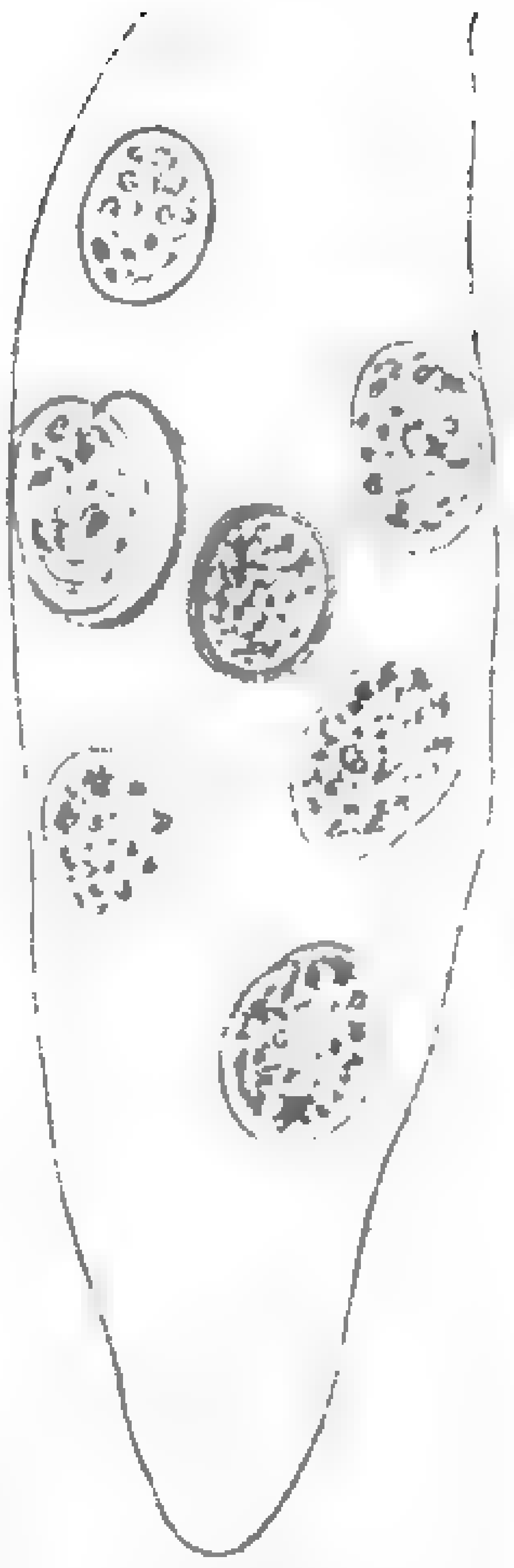
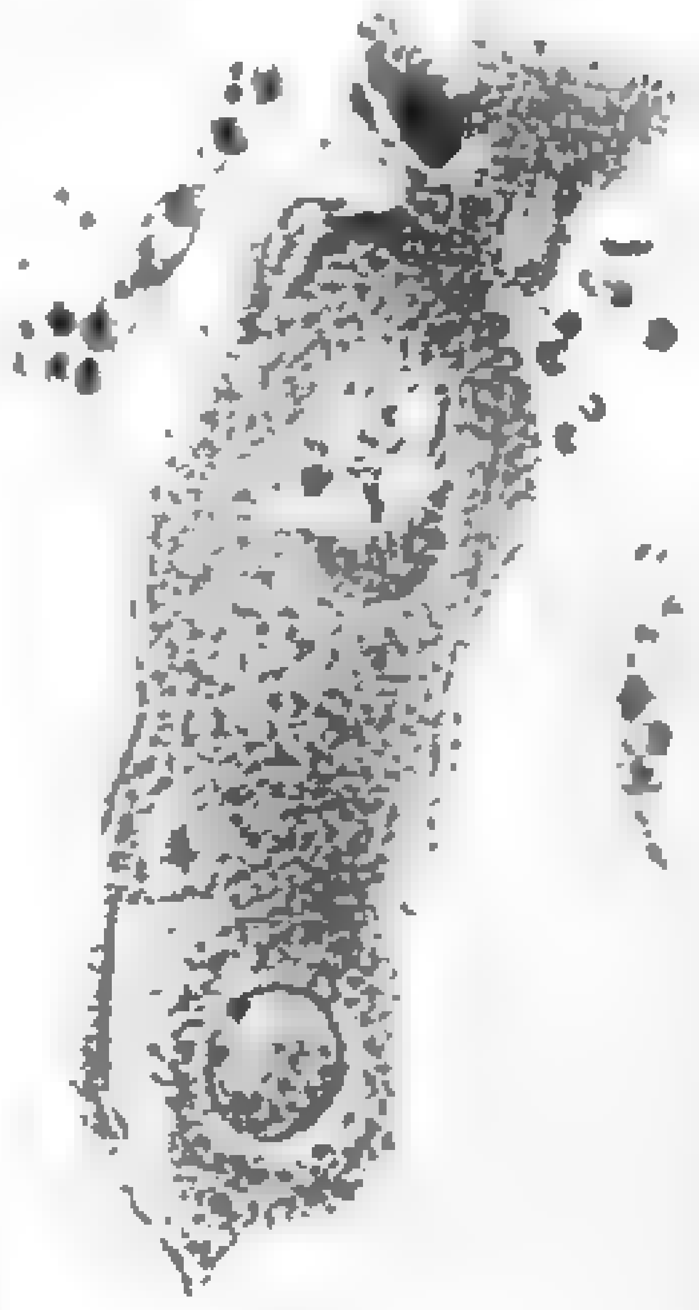


Fig. 26c.



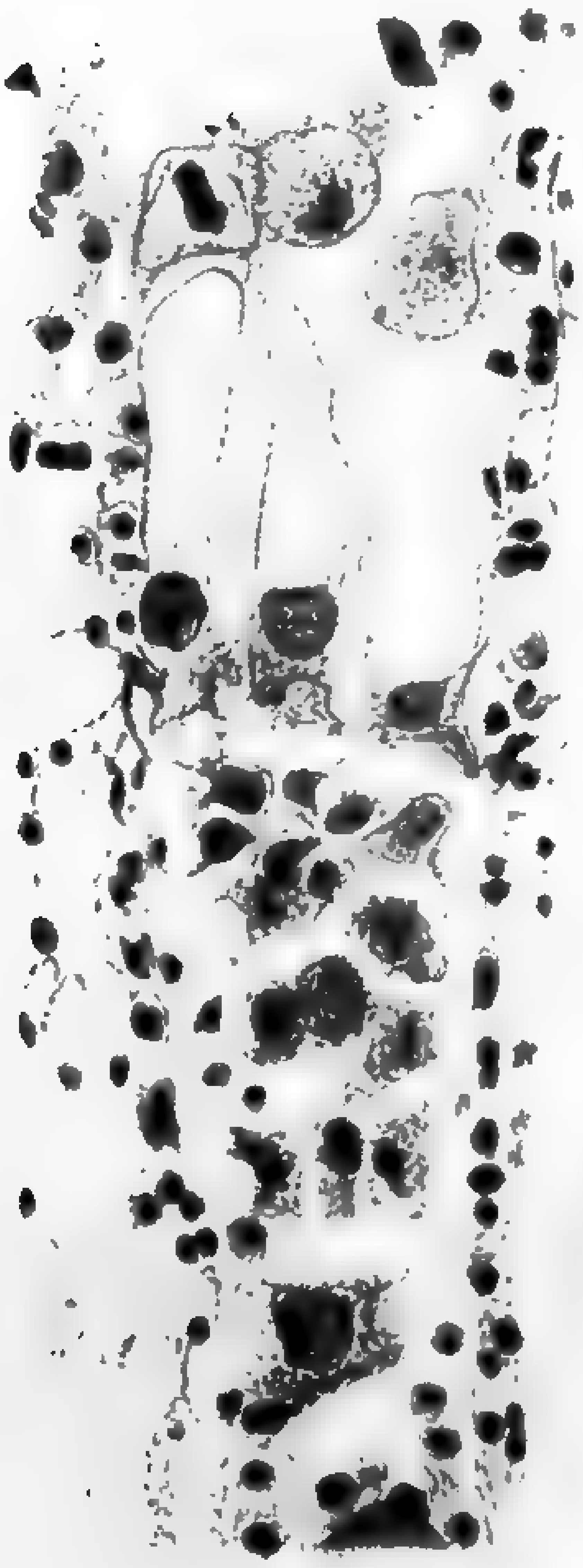


Fig 29.

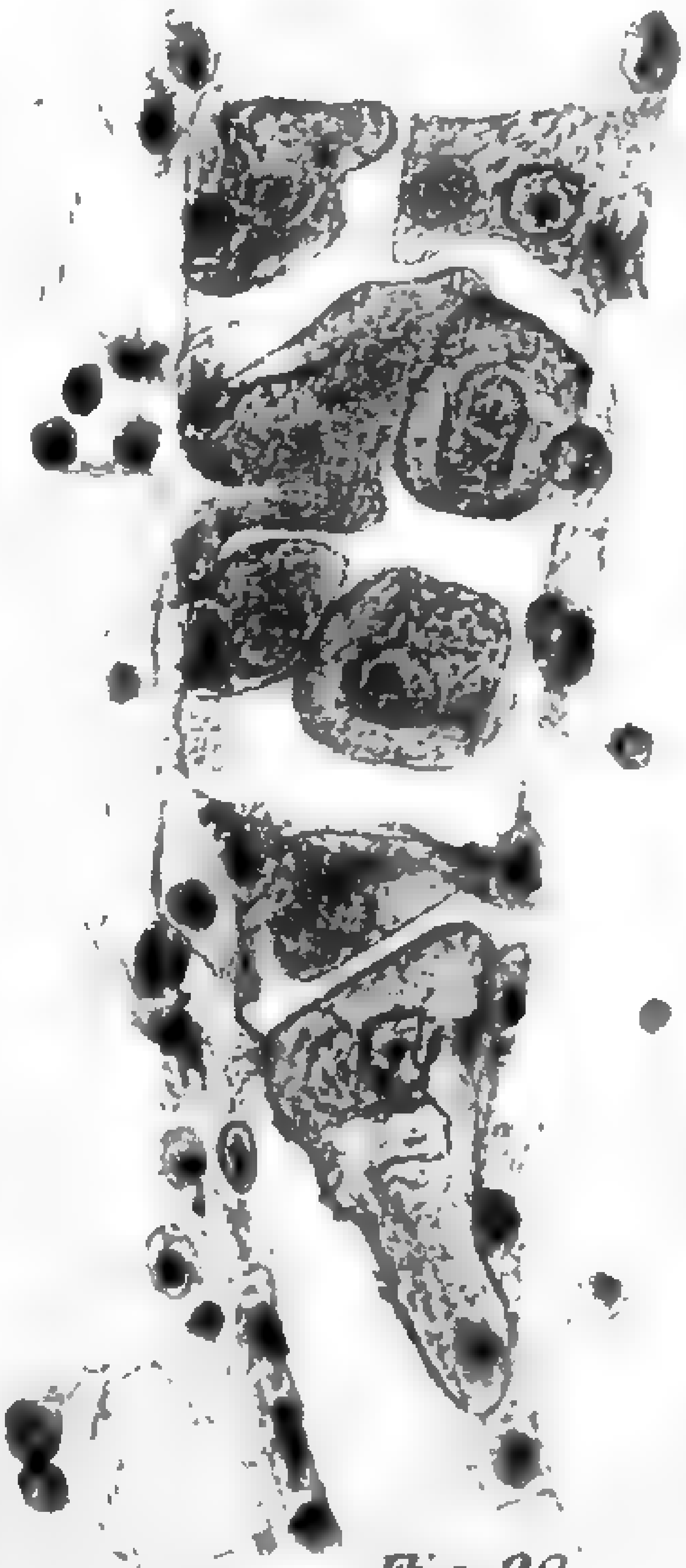


Fig. 28.

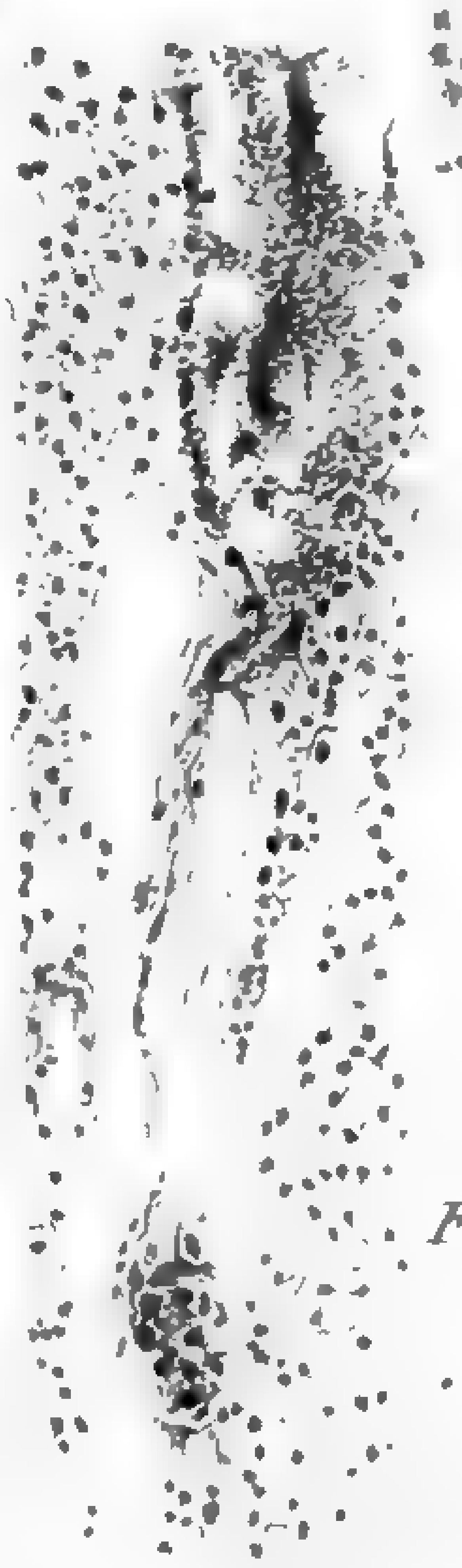


Fig 30.

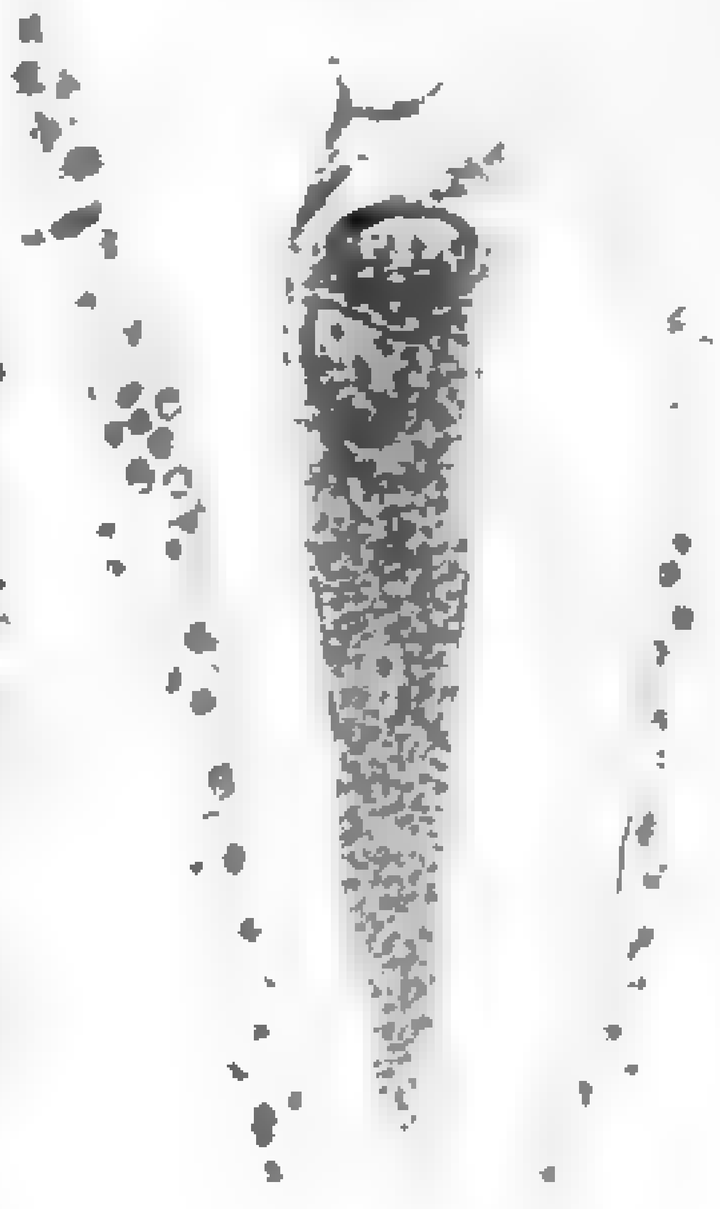


Fig. 31.

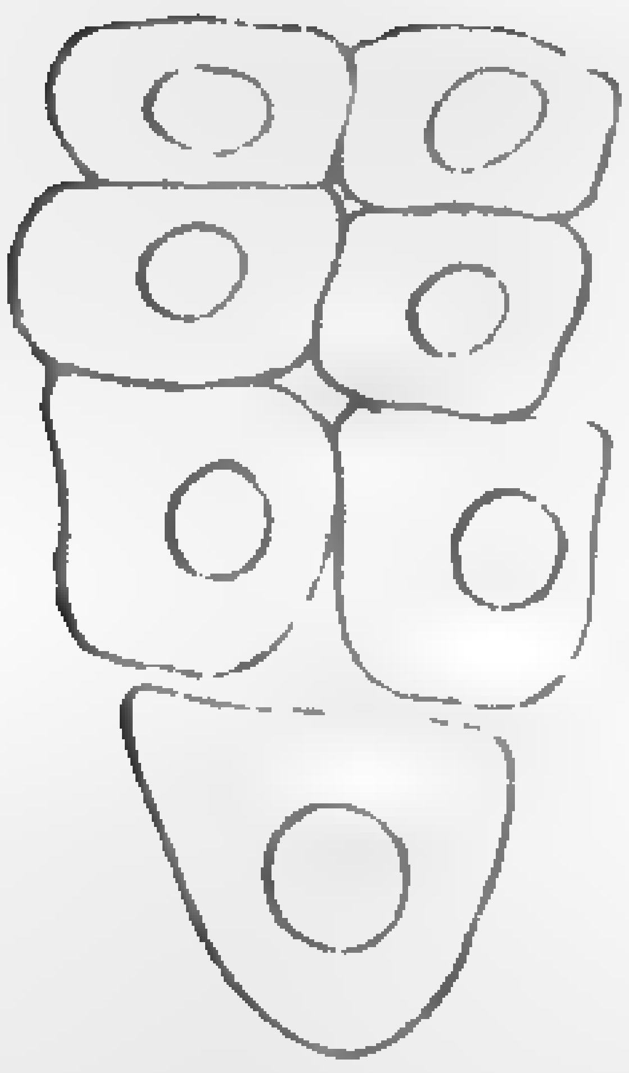


Fig. 27.

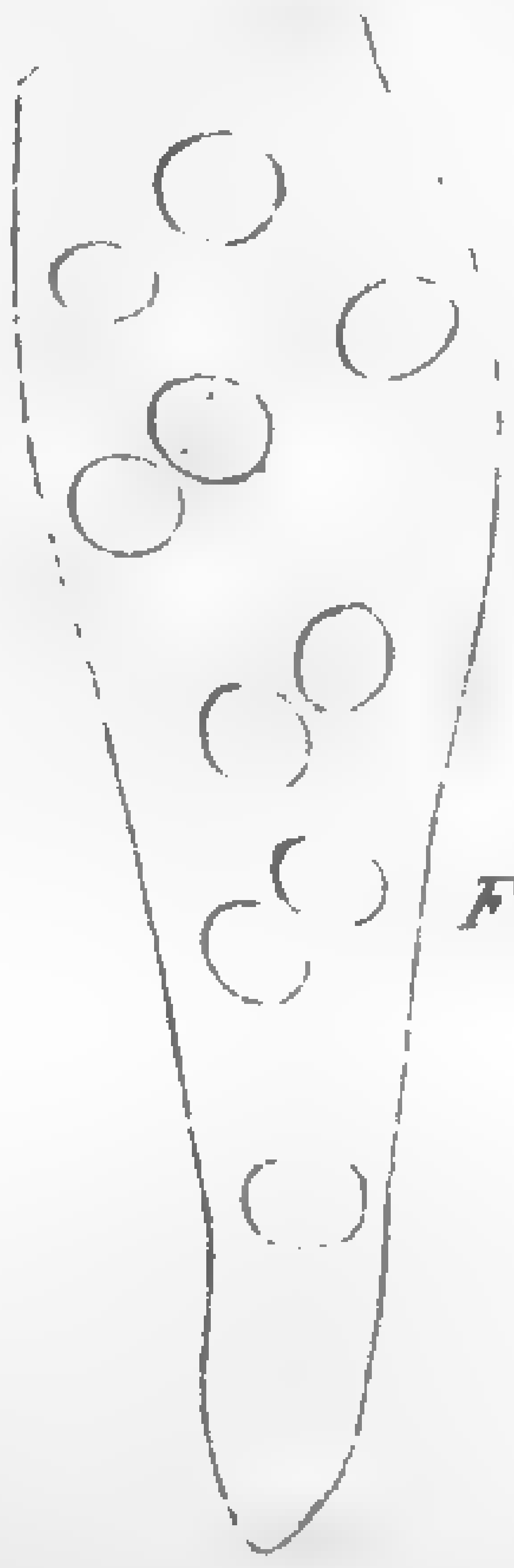


Fig 26d.

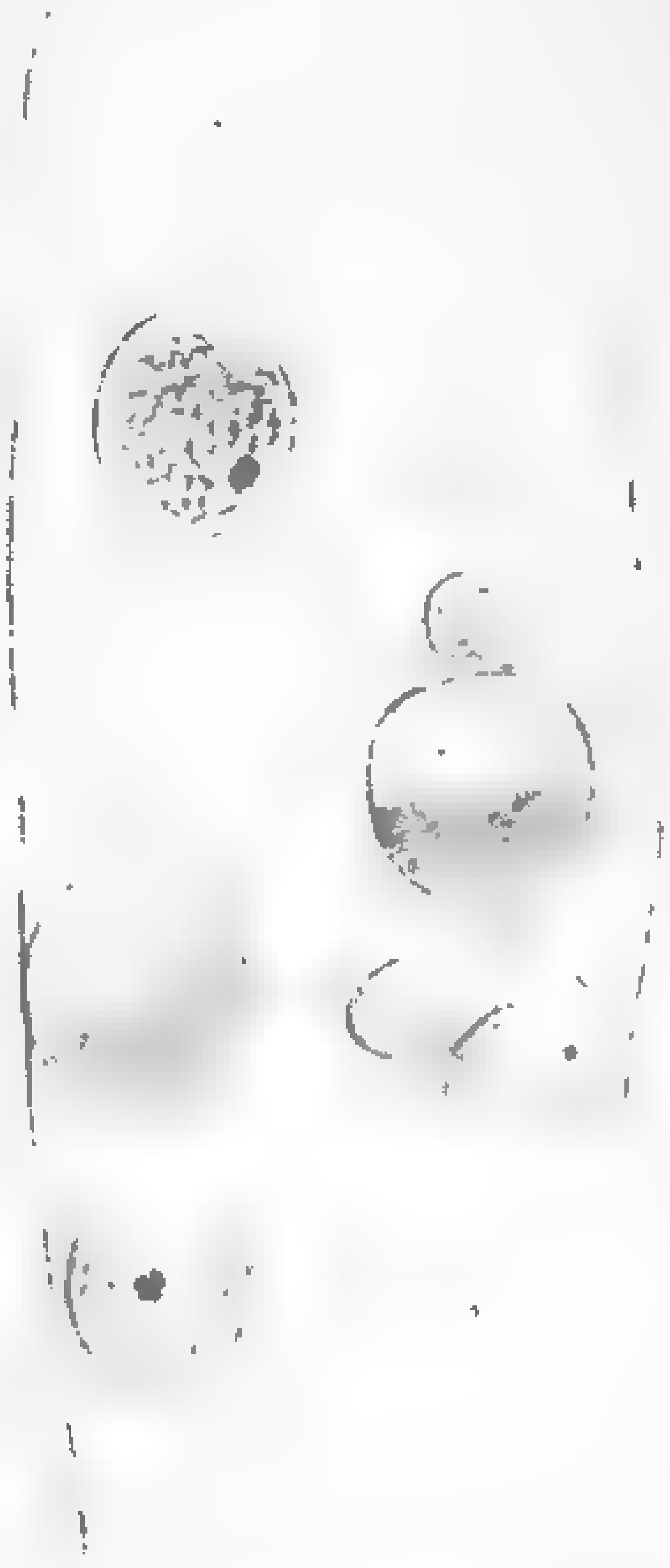
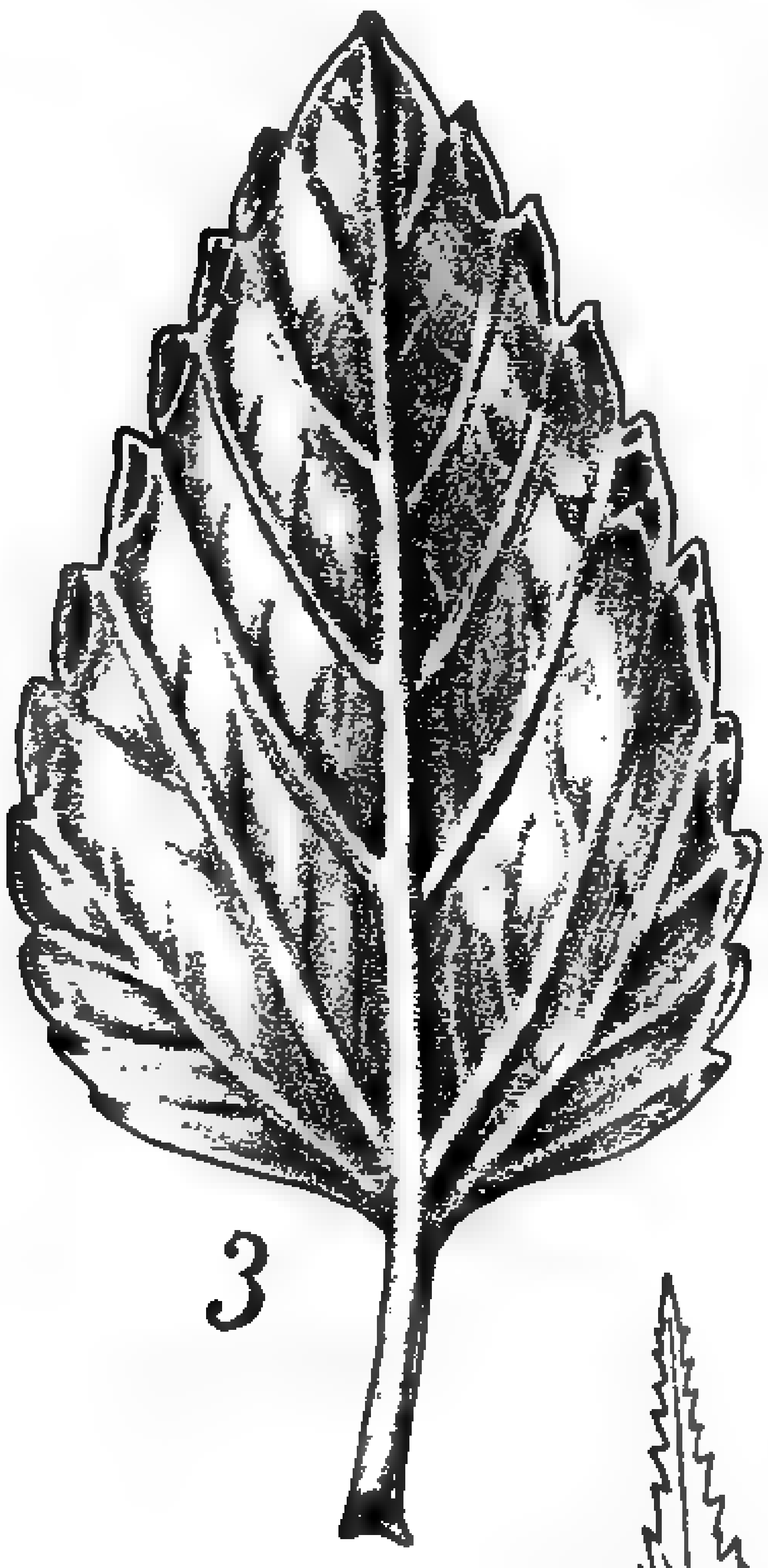


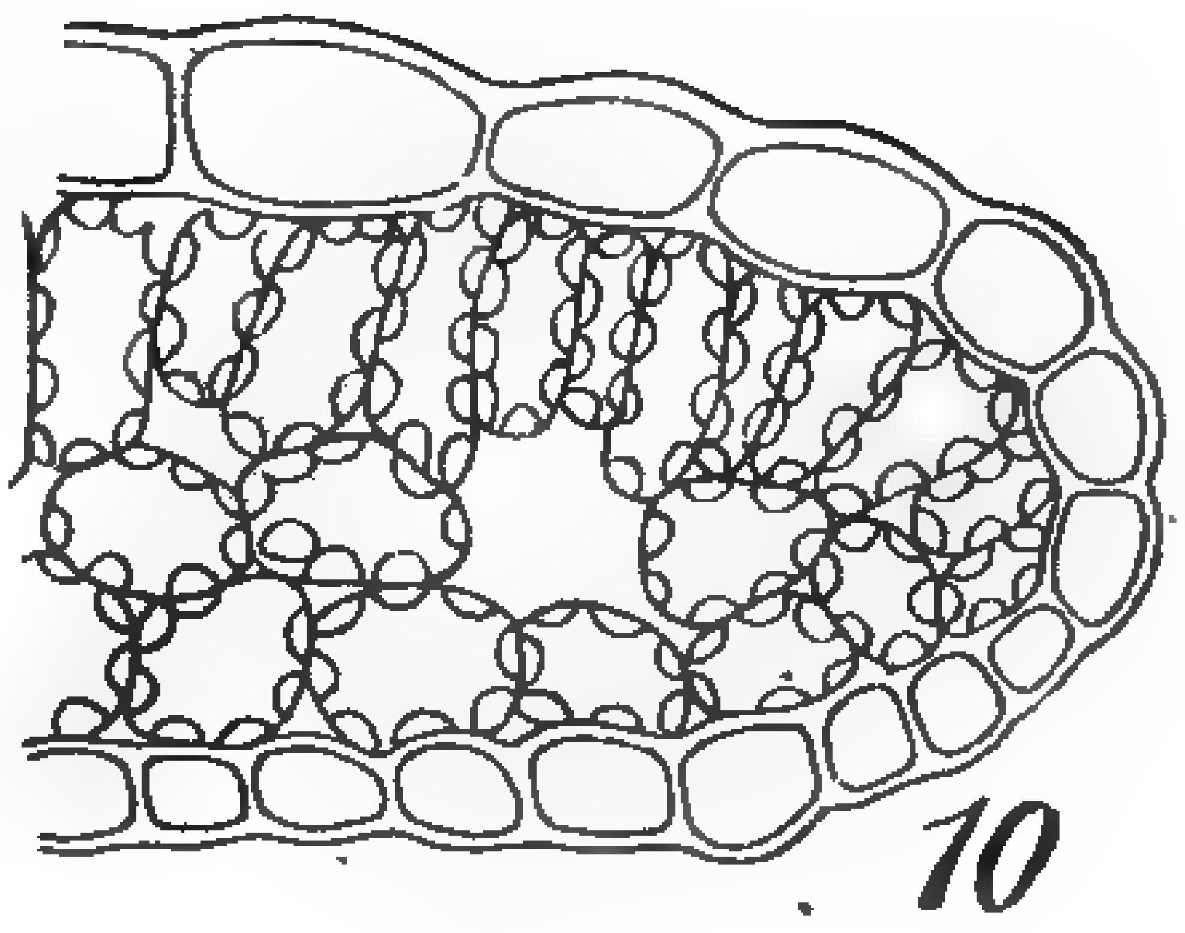
Fig. 32

Autor del. et phot.

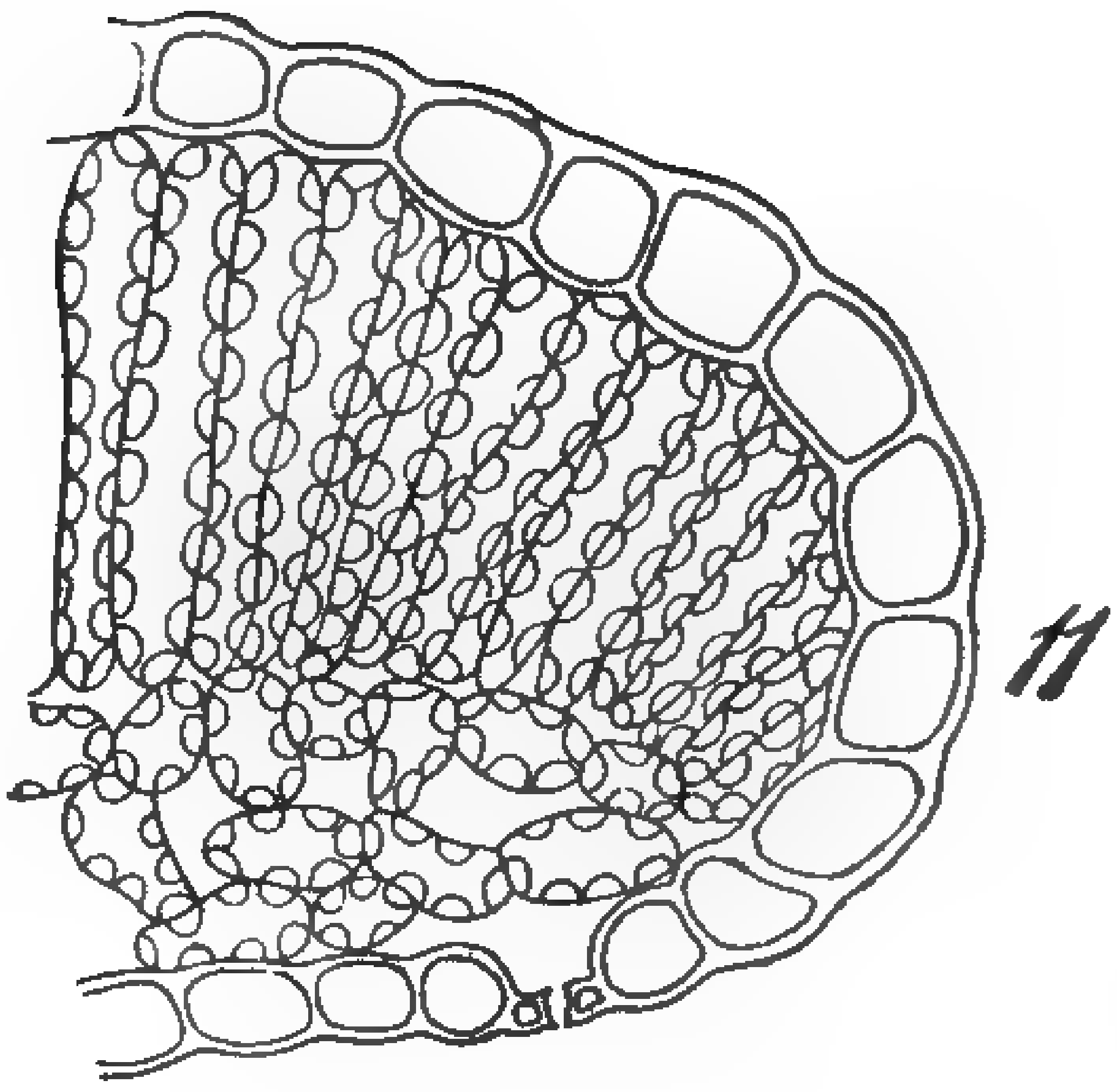
W.A. Meyn Lith. Inst. Berlin S 42



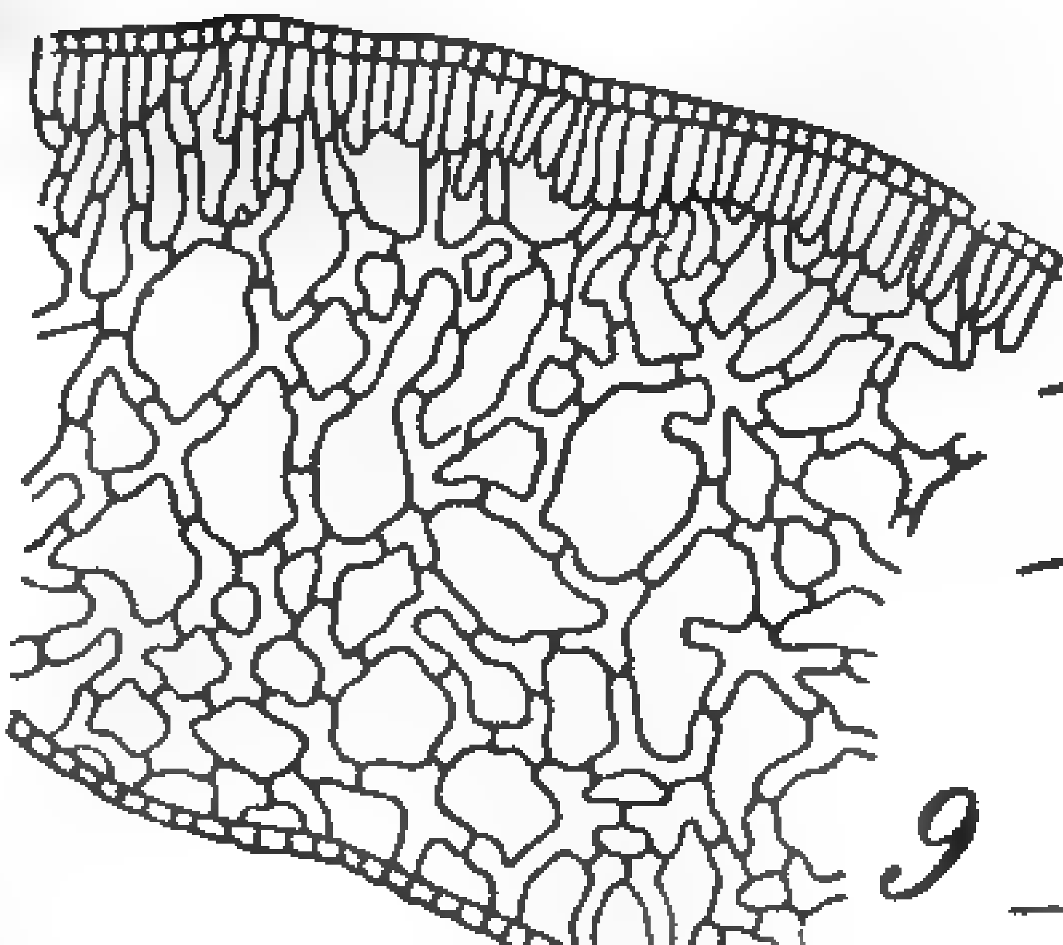
3



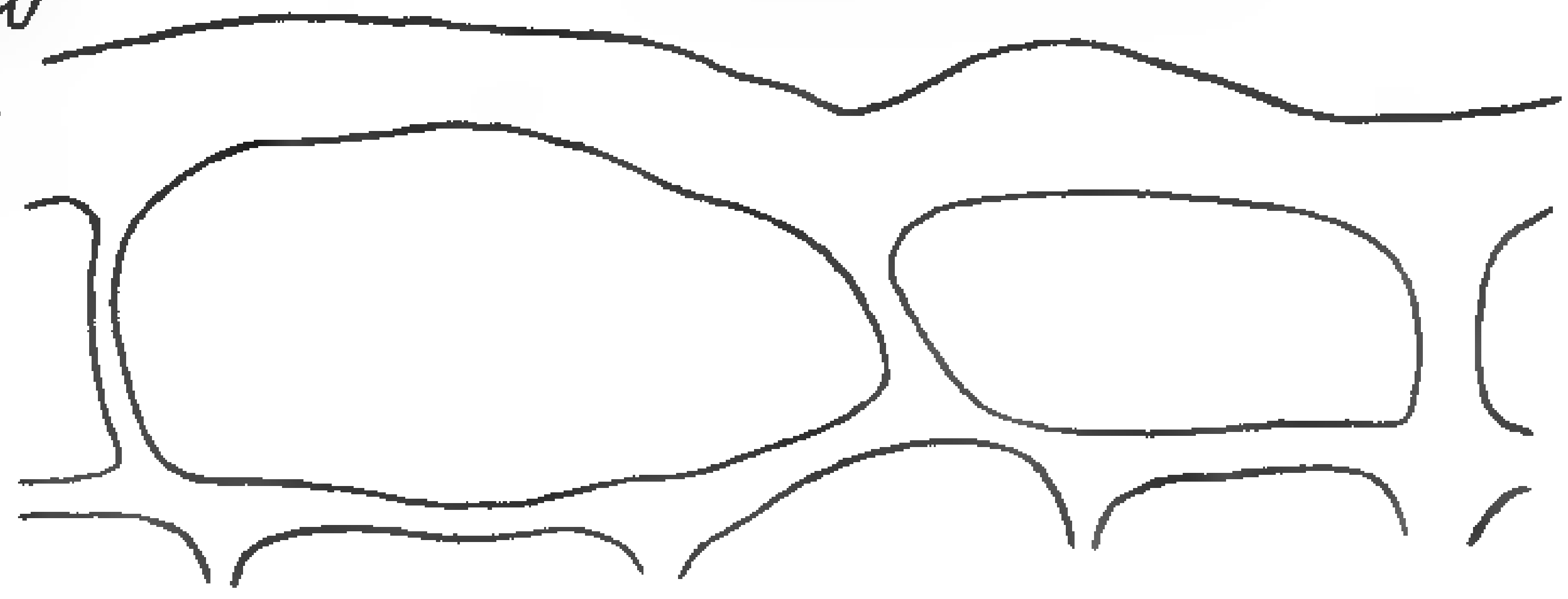
10



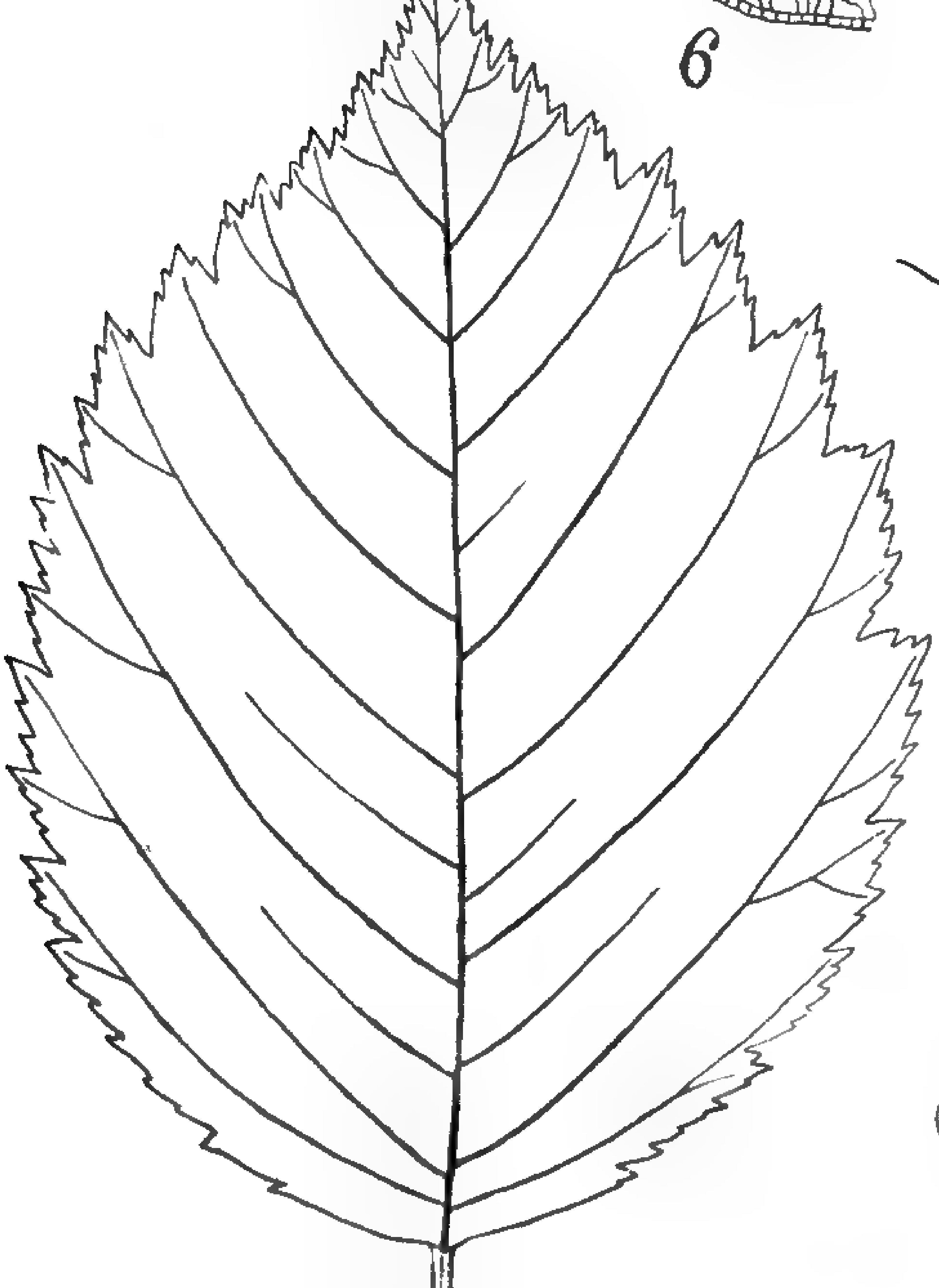
11



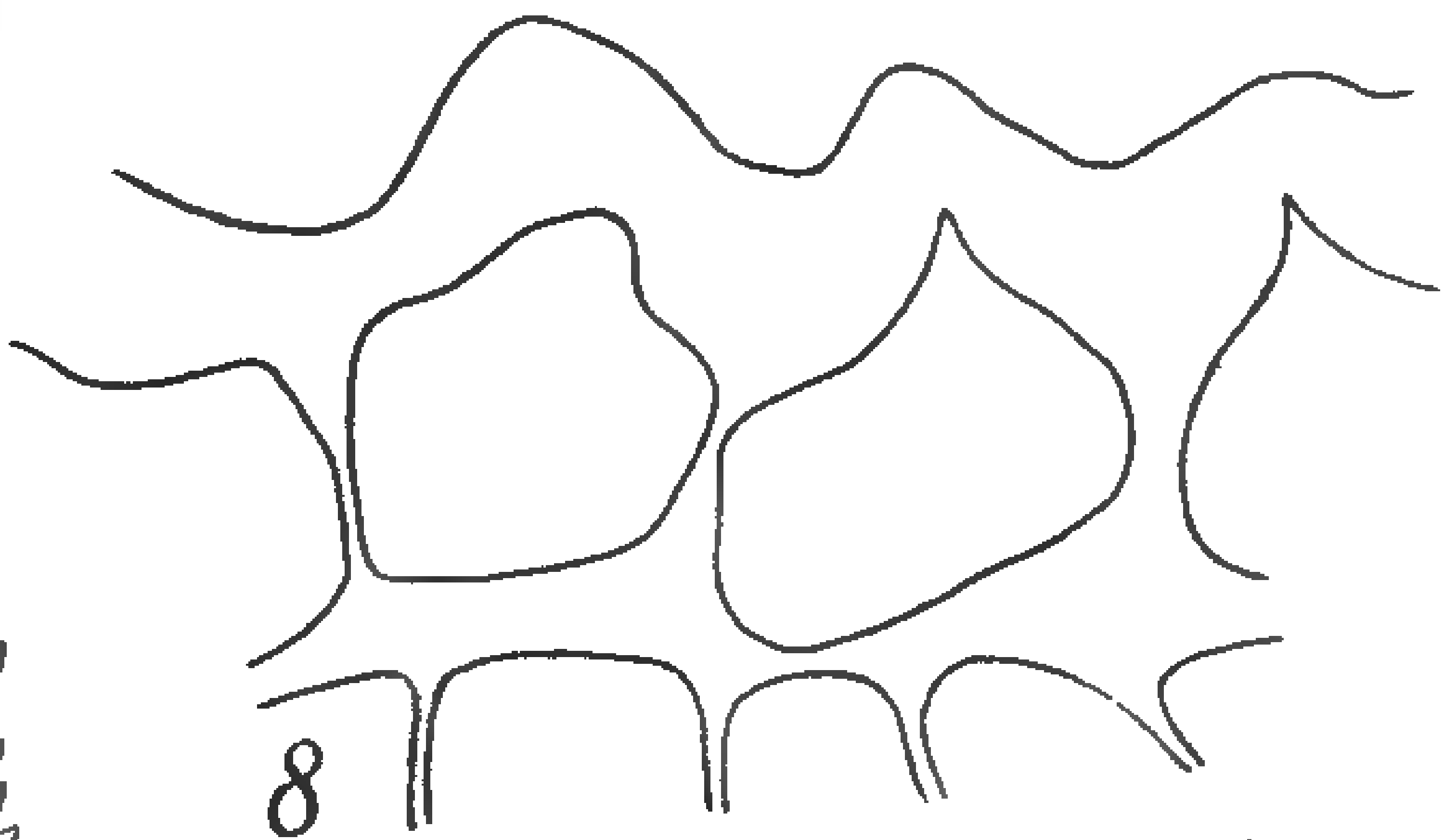
6



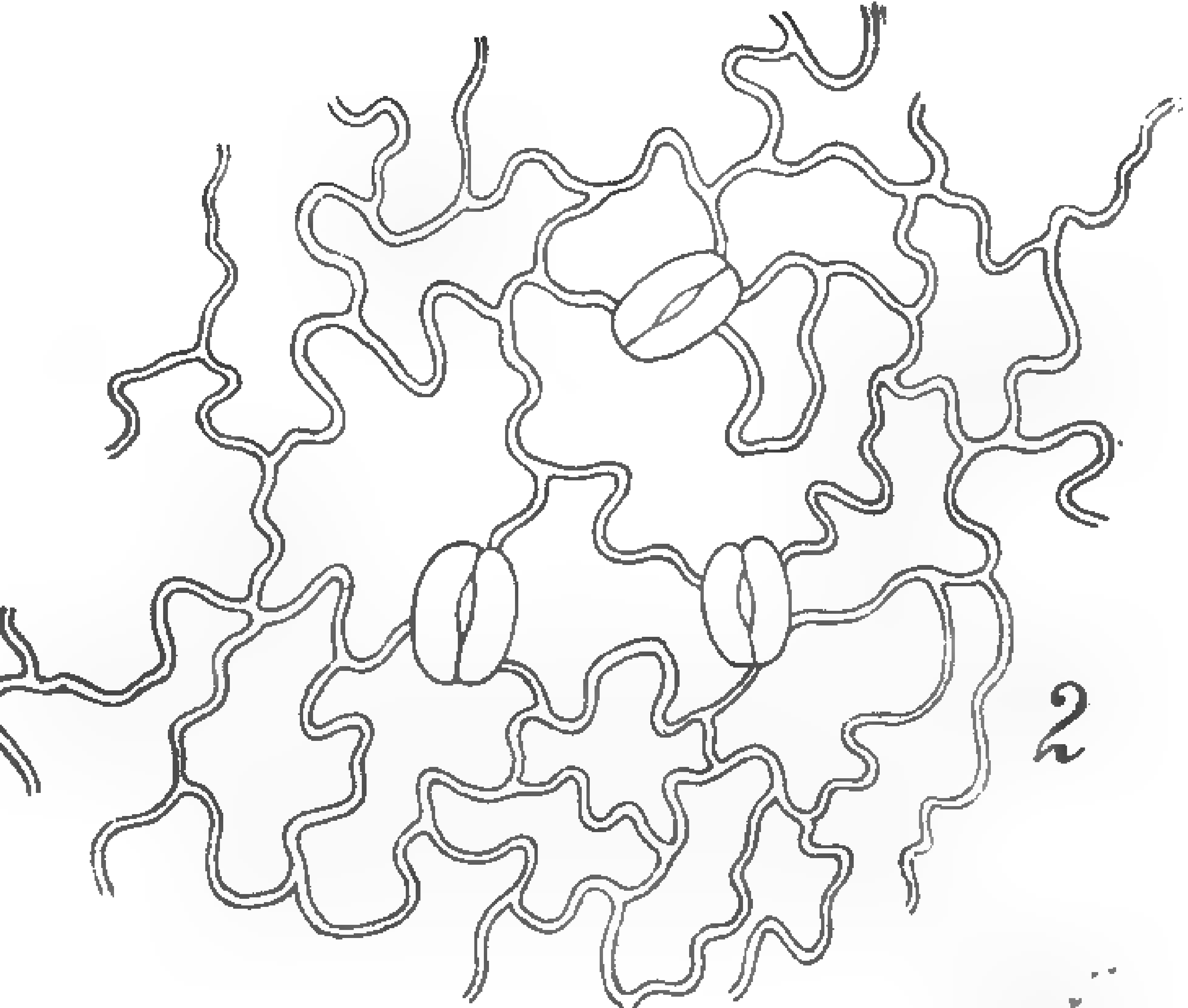
9



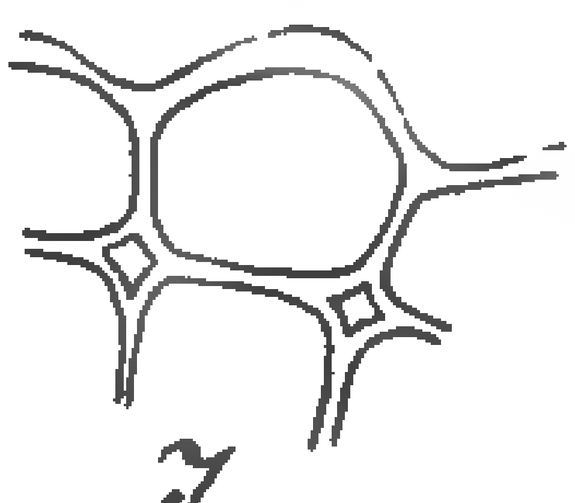
1



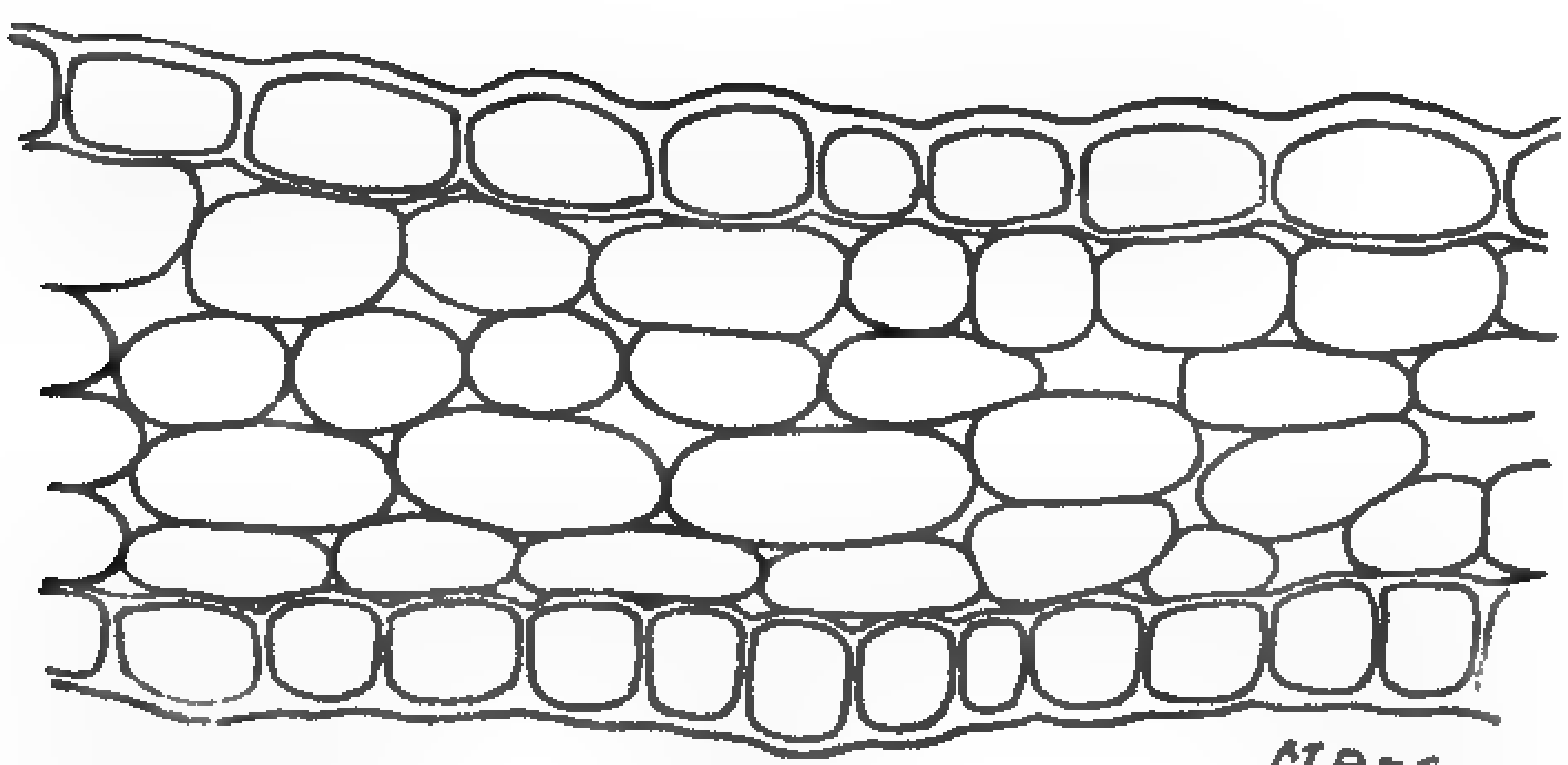
8



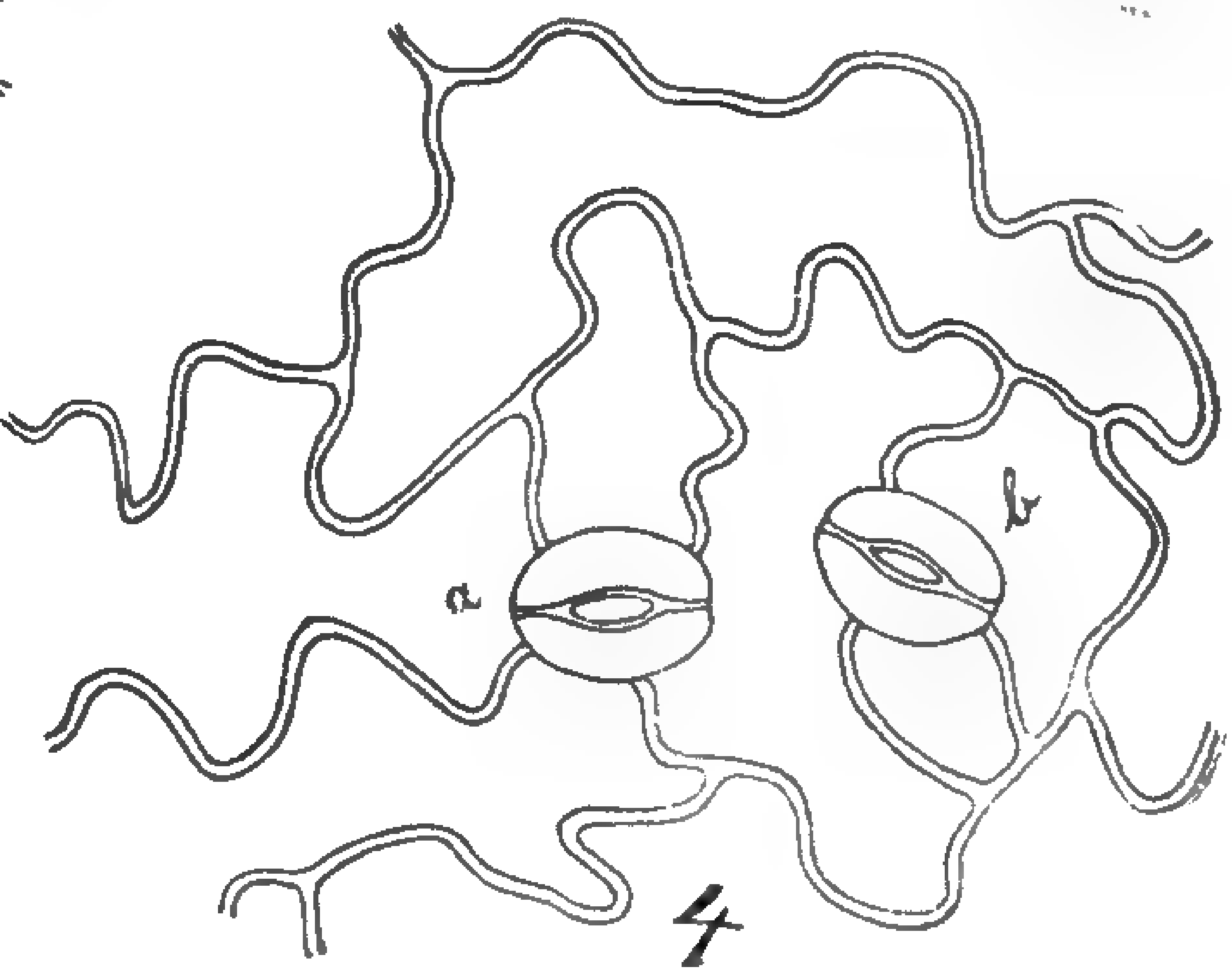
2



7



5



4

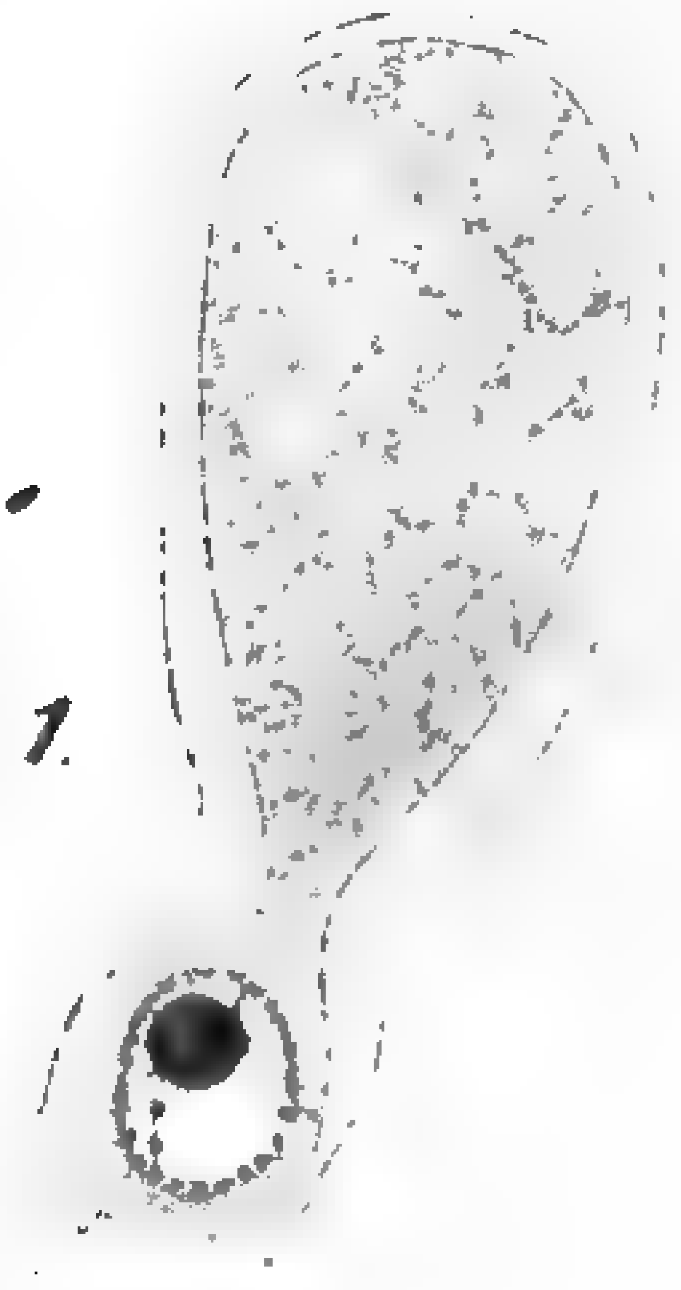


Fig. 1.

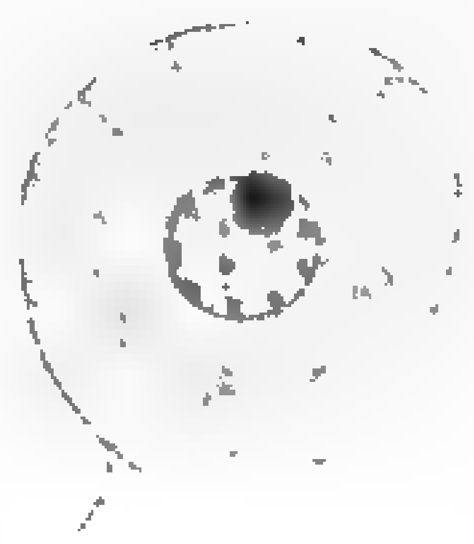


Fig. 2.

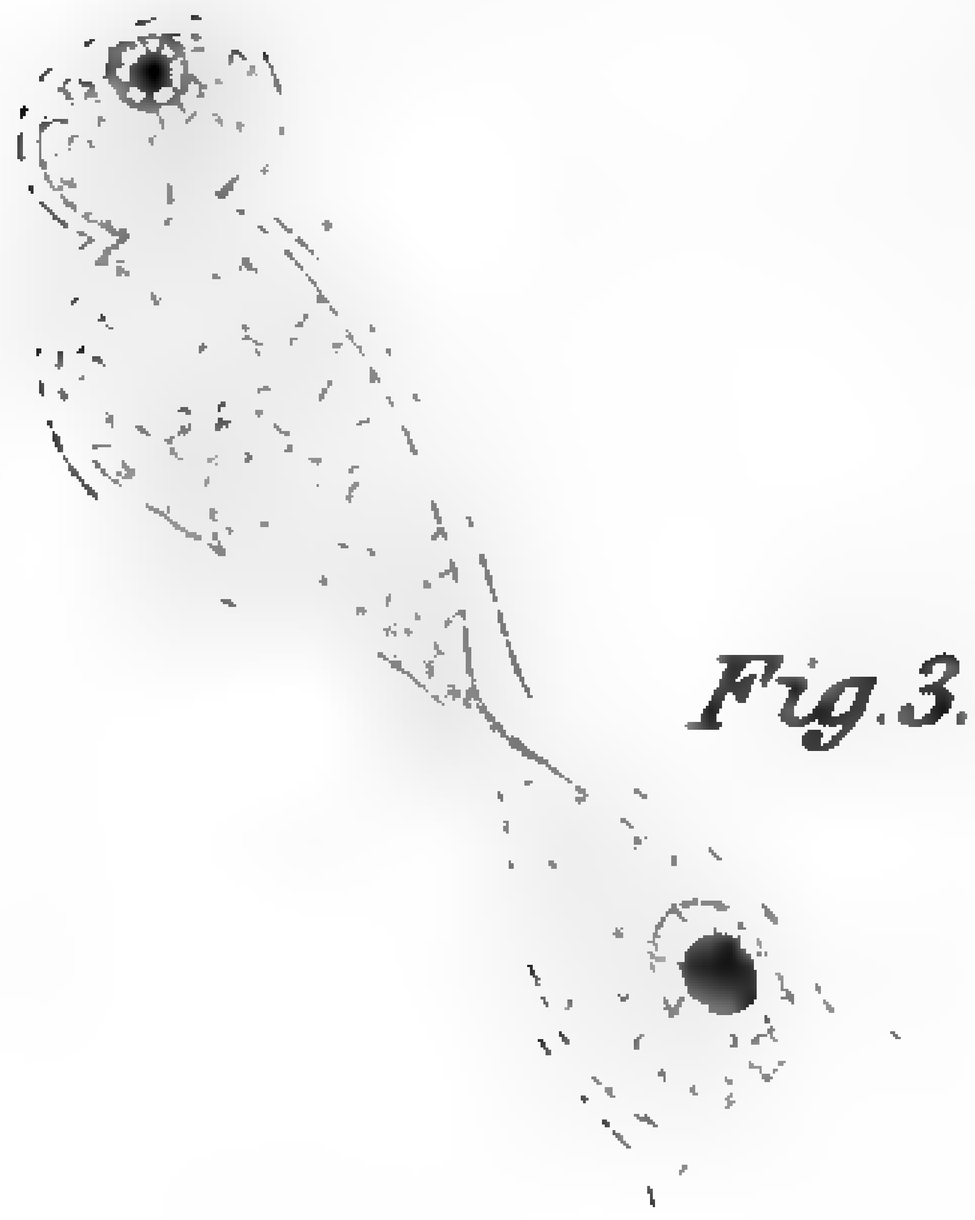


Fig. 3.

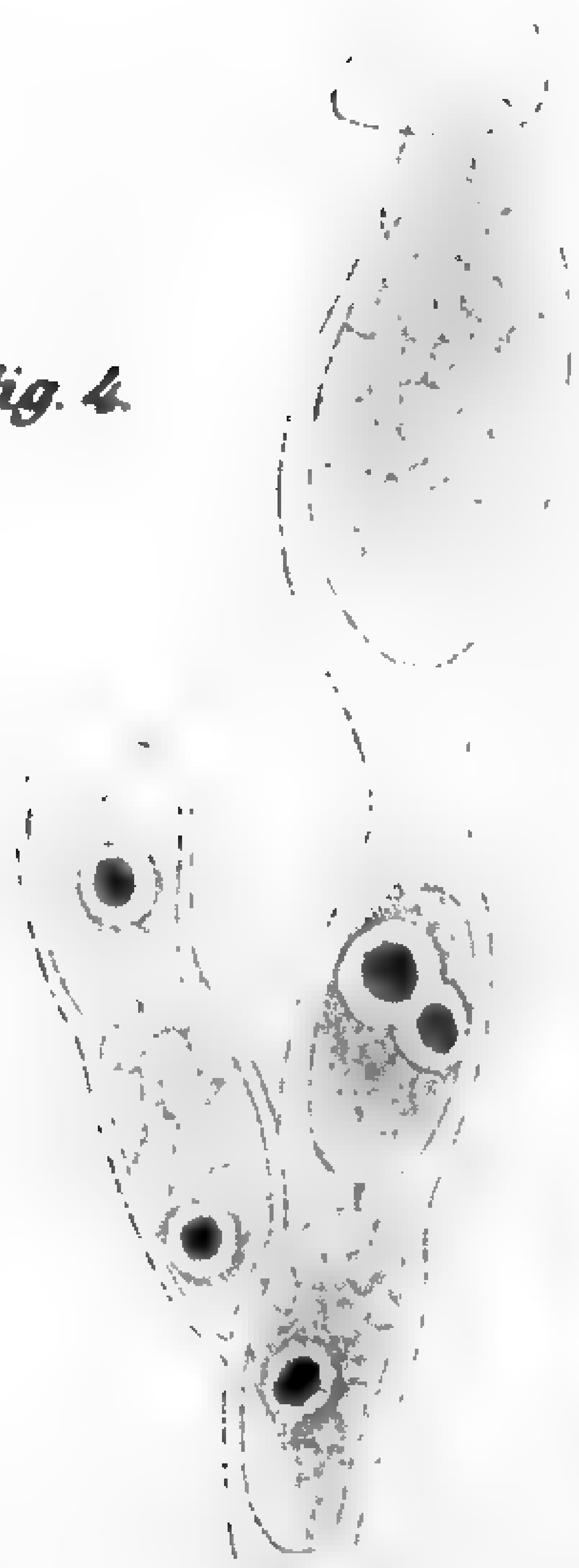


Fig. 4.

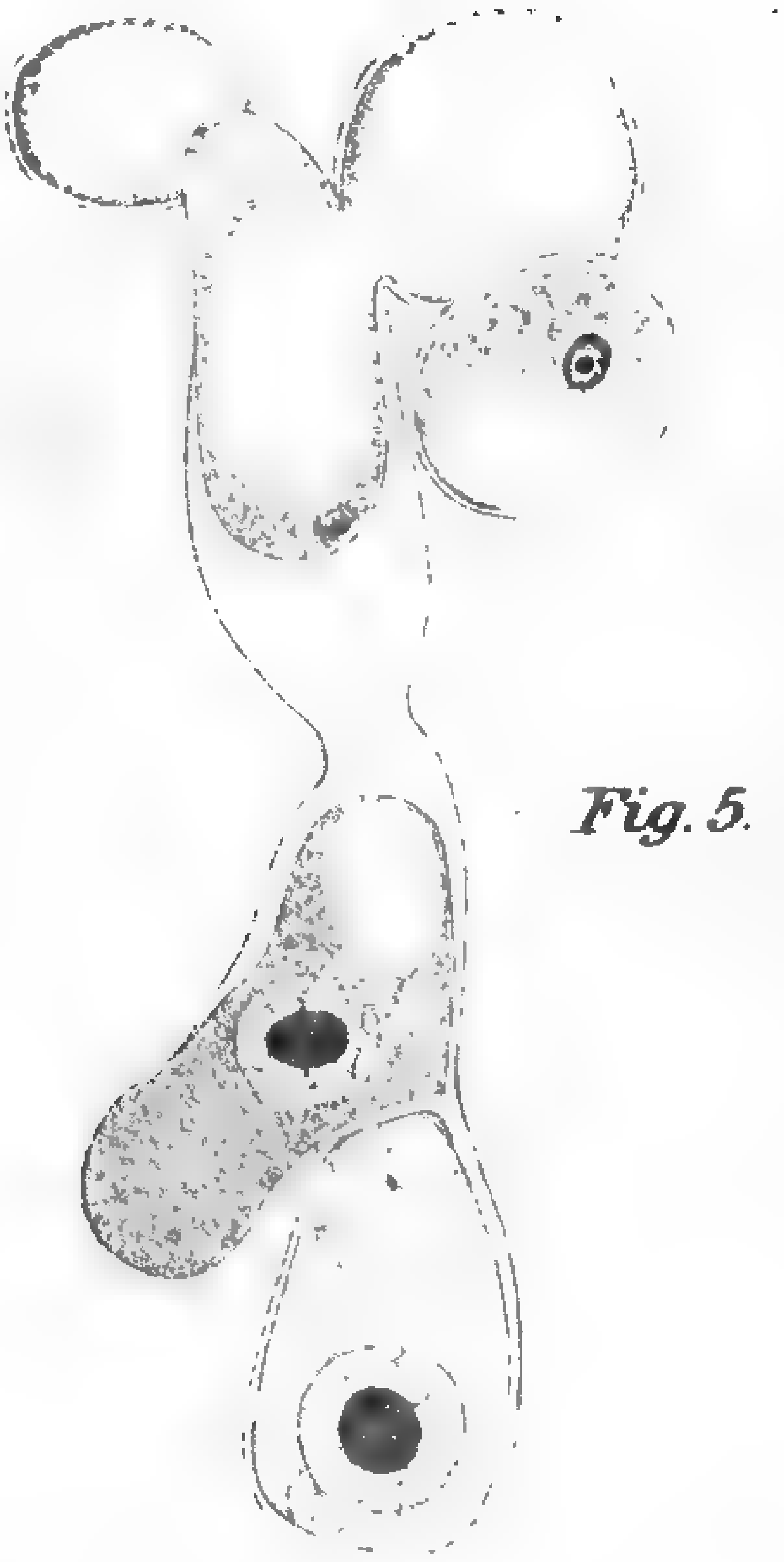


Fig. 5.

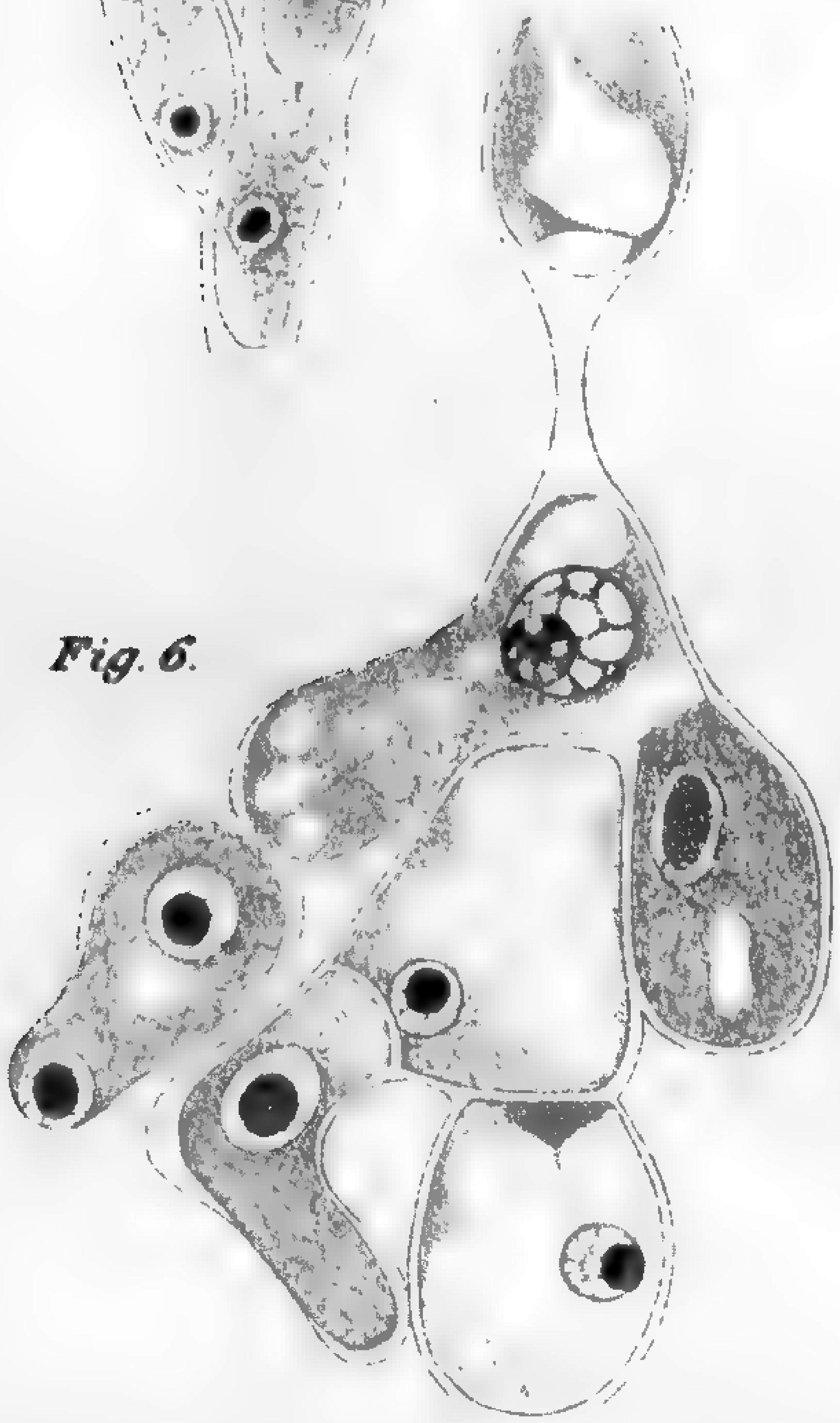


Fig. 6.

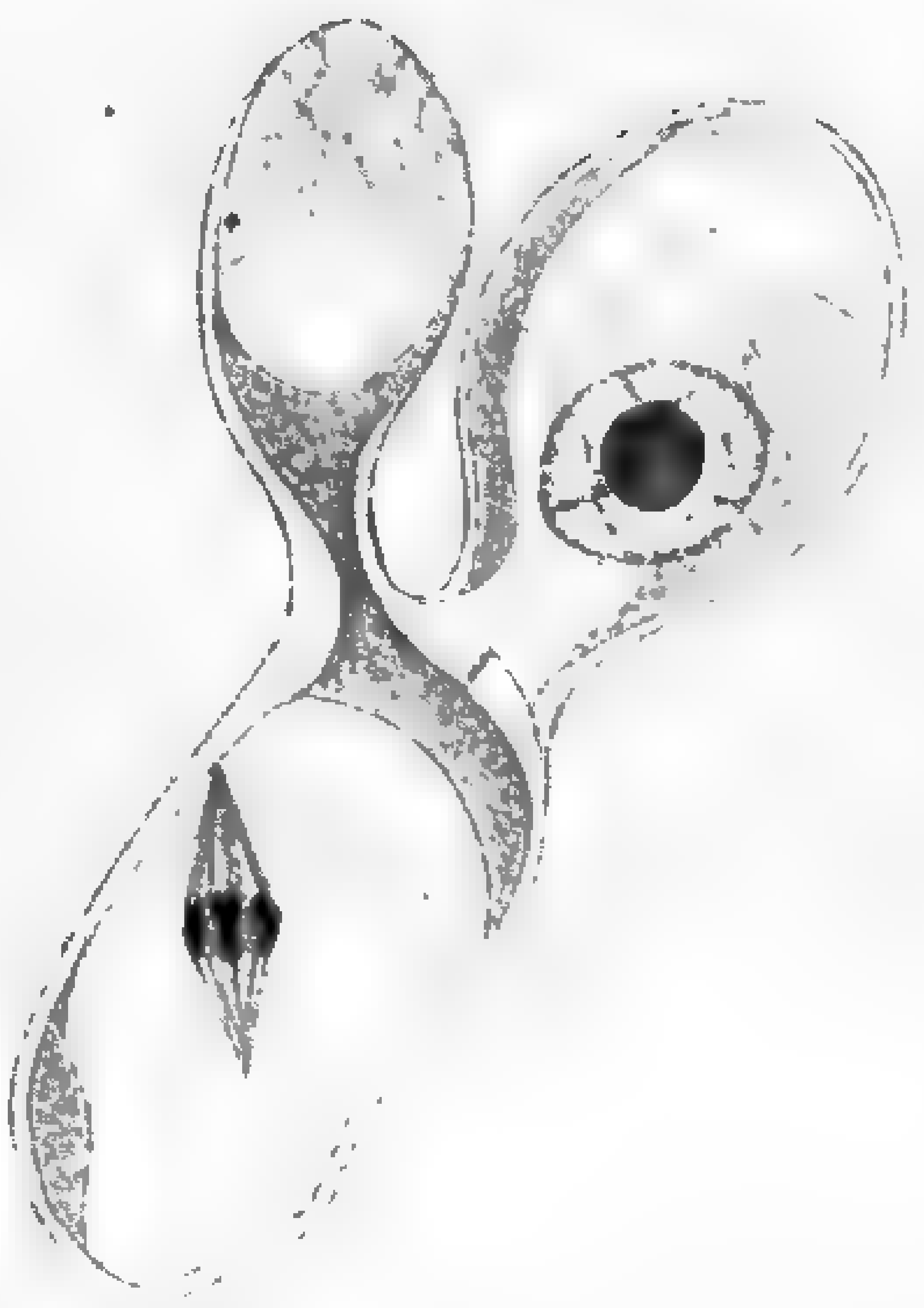


Fig. 7.

Osterhout del.

W. A. Meyn, Lith. Inst. Berlin S. 42.

N. G. ELWERT'sche Verlagsbuchhandlung, Marburg.

In unserem Verlage erschien:

Physiologische Notizen.

Von

Julius Sachs.

Als Sonderabdruck aus der Zeitschrift „Flora“ 1892—1896
herausgegeben und bevorwortet von

K. Goebel.

Mit Bild von Julius Sachs.
gr. 8. 187 S. Mk. 4.50.

Julius Sachs.

Von

K. Goebel.

Sonderabdruck aus der Zeitschrift „Flora“.
8. 32 S. Mk. —.80.
Mit Bild von Julius Sachs.

Soeben erschien in unserem Verlage:

Deutsche Wissenschaft im 19. Jahrhundert.

Eine Rede zur Jahrhundertwende, gehalten am 9. Januar 1900

von

Theodor Birt.

Mk. —.40.

Marburg. **N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung.**

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Soeben erschien:

System der Bakterien.

Handbuch der Morphologie,
Entwickelungsgeschichte und Systematik der Bakterien.

Von

Dr. W. Migula,

a. o. Professor an der technischen Hochschule zu Karlsruhe.

Zweiter Band:

Spezielle Systematik der Bakterien.

Mit 18 Tafeln und 35 Abbildungen im Text.

Preis: 30 Mark.

Preis für das vollständige Werk: 42 Mark.

Mit etwa 165 Illustrationstafeln und 100 Textbeilagen.

26 Farbendrucktafeln u. 56 Kartenbeil.

2700 Seiten Text, über 80,000 Artikel.

= Soeben erscheint in vollständiger Neubearbeitung: =

MEYERS KLEINES
KONVERSATIONS-LEXIKON

Sechste, neubearbeitete und vermehrte Auflage.

80 Lieferungen zu je 30 Pfennig (18 Kreuzer, 40 Cts.), oder 3 Bände in Halbleder gebunden zu je 10 M. (6 Fl. ö. W., 13,50 Frcs.)

Die erste Lieferung zur Ansicht, Prospekte gratis.

Verlag des Bibliographischen Instituts in Leipzig und Wien.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Soeben erschien:

Ueber
Reduktionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich.

Von

Eduard Strasburger,

o. ö. Professor an der Universität Bonn.

Mit 4 lithographischen Tafeln.

Preis: 10 Mark 50 Pfg.

Druck von Val. Höfling, München, Lämmerstr. 1.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

87. BAND. — JAHRGANG 1900.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL

Professor der Botanik in München.

Heft II mit 2 Tafeln und 21 Textfiguren.

Erschienen am 12. April 1900.

Inhalt: ERNST KÜSTER, Beiträge zur Kenntniss der Gallenanatomie . . . . Seite 117—193
W. ARNOLDI, Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen . . . . „ 194—204
TINE TAMMES, Ueber die Verbreitung des Carotins im Pflanzenreiche . „ 205—247
LITTERATUR: W. Johannsen, Das Aetherverfahren beim Frühtreiben mit besonderer Berücksichtigung der Fliedertreiberei. — O. Warburg, Monsunia. Beiträge zur Kenntniss der Vegetation des süd- und ostasiatischen Monsungebietes. — P. Husnot, Graminées. Descriptions, figures et usage des graminees spontanées et cultivees de France, Belgique, Iles Britaniques, Suisse. — G. W. Gessmann, Die Pflanze im Zauberglauben. — Fr. Woenig, Die Pusstenflora der grossen ungarischen Tiefebene. — Malinvaud, Classification des espèces et hybrides du genre Mentha . . . „ 247—250
EINGEGANGENE LITTERATUR . . . . „ 250—252

MARBURG.
N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.
1900.

Hierzu eine Beilage der Verlagsbuchhandlung Paul Parey in Berlin.

Bemerkung.

Das Honorar beträgt 20 Mk. pro Druckbogen, für die Litteraturbesprechungen 30 Mk. Die Mitarbeiter erhalten 30 Sonderabdrücke kostenfrei. Wird eine grössere Anzahl gewünscht, so werden für Druck und Papier berechnet:

Für	10	Exemplare	pro	Druckbogen	Mk.	1.20;	pro	einfarb.	einfache	Tafel	Mk.	—.30
„	20	„	„	„	„	2.50	„	„	„	„	„	—.60
„	30	„	„	„	„	3.80	„	„	„	„	„	—.90
„	40	„	„	„	„	5.—	„	„	„	„	„	1.20
„	50	„	„	„	„	6.50	„	„	„	„	„	1.50
„	60	„	„	„	„	8.—	„	„	„	„	„	2.—
„	70	„	„	„	„	9.20	„	„	„	„	„	2.50
„	80	„	„	„	„	10.50	„	„	„	„	„	3.—
„	90	„	„	„	„	12.—	„	„	„	„	„	4.—
„	100	„	„	„	„	15.—	„	„	„	„	„	5.—

Dissertationen, Abhandlungen systematischen Inhalts, sowie solche, von welchen über 100 Sonderabdrücke hergestellt werden, werden nicht honorirt; für solche, die umfangreicher als 4 Bogen sind, werden nur 4 Bogen honorirt; die Kosten für Abbildungen und Tafeln hat bei Dissertationen der Verfasser zu tragen. Da bei diesen von der Verlagshandlung nur die Herstellungskosten berechnet werden, so muss dieselbe Baarzahlung nach Empfang zur Voraussetzung machen. Bei fremdsprachlichen Manuskripten hat der Verfasser die Kosten der Uebersetzung zu tragen. Die Zahlung der Honorare erfolgt nach Abschluss eines Bandes. Der Bezugspreis eines Bandes beträgt 20 Mark. Jedes Jahr erscheint ein Band im Umfang von mindestens 30 Druckbogen; nach Bedürfniss schliessen sich an die Jahrgänge Ergänzungsbände an, welche besonders berechnet werden.

Manuskripte und Litteratur für die „Flora“ sind an den Herausgeber Herrn Prof. Dr. Goebel in **München**, Nymphenburgerstr. 50/III zu senden, Korrekturen an die Druckerei von Valentin Höfling, München, Lämmerstrasse 1. Alle geschäftlichen Anfragen etc. sind zu richten an die unterzeichnete Verlagshandlung.

N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung
Marburg (Hessen-Nassau).

Verlagsbuchhandlung Paul Parey in Berlin SW., Hedemannstr. 10.

Botanische Wandtafeln.

Herausgegeben von

Dr. A. Peter,
Professor an der Universität und Direktor des Botanischen
Gartens in Göttingen.

Farbendrucktafeln in Format von 70 zu 90 Centimeter.

Nebst kurzem, erläuterndem Text.

⁂

Preis der Tafel 2 M. 50 Pf.

Die aus dem Kasseler Verlage an die Verlagsbuchhandlung Paul Parey in Berlin übergegangenen Botanischen Wandtafeln von Prof. Dr. A. Peter in Göttingen bringen Abbildungen für die Vorlesungen an Universitäten und anderen Hochschulen, sowie für den Unterricht an Gymnasien, Realschulen und anderen Lehranstalten.

Die Abbildungen stellen dar:

1. Blüten, Blütendurchschnitte, Blütenteile, Diagramme von Blüten und Blütenständen, Früchte, Samen etc.
2. Morphologisch wichtige andere Pflanzenteile, wie Wurzelstöcke, Knollenbildungen, Sprosssysteme etc.
3. Pflanzen und Pflanzenorgane, welche biologisch von hervorragendem Interesse sind, wie Schutz-, Kleb- und Fangvorrichtungen, Vermehrungsorgane, Bestäubungs-, Schleuder-, Aussäugungsvorrichtungen, Tag- und Nachtstellung.

Zumeist sind in Mitteleuropa einheimische Gewächse gewählt, ohne ausländische wissenschaftlich wichtige Pflanzen auszuschliessen.

Der Massstab ist so gross und die Zeichnung so kräftig, dass die Abbildungen auf 15 Meter Entfernung von mässig guten Augen mit vollkommener Deutlichkeit in allen Einzelheiten erfasst werden können.

Die Darstellung ist wissenschaftlich korrekt und naturgetreu in Zeichnung und Farbengebung.

Namen und Figurenerklärung befinden sich auf den Tafeln.

Verzeichnis der erschienenen Tafeln.

I. Cucurbitaceae.
II. Violaceae.
III. Papaveraceae.
IV. Liliaceae, Amaryllidaceae.
V. Palmae.
VI. Typhaceae,Sparganiaceae.
VII. Aceraceae.
VIII. Myristicaceae.
IX. Salicaceae.
X. Cactaceae.
XI. Sarraceniaceae, Nepenthaceae.
XII. Corylaceae, Betulaceae.
XIII. Myrtaceae, Lecythideae.
XIV. Labiatae.
XV. Fumariaceae.
XVI. Coniferae.
XVII. Bromeliaceae.
XVIII. Commelinaceae, Alismaceae.
XIX. Primulaceae.
XX. Polygonaceae.
XXI. Resedaceae.
XXII. Rubiaceae.

Verzeichnis weiterer, schon in Vorbereitung befindlicher Tafeln.

Alsineae.
Borragineae.
Campanulaceae.
Compositae.
Cruciferae.
Cyperaceae.
Droseraceae.
Ericaceae.
Euphorbiaceae.
Hippocastaneae.
Hydrocharideae.
Lentibulariaceae.
Lythraceae.
Malvaceae.
Nymphaeaceae.
Oleaceae.
Orchideae.
Oxalideae,Balsamineae.
Papilionaceae.
Passifloreae.
Rafflesiaceae.
Ranunculaceae.
Rosaceae.
Scrophulariaceae.
Sileneae.
Solanaceae.
Umbelliferae.
Vitaceae.

Eine kommissionsweise Versendung auf dem Wege des Buchhandels, wie sonst bei Büchern üblich, kann mit diesen Tafeln unmöglich vorgenommen werden. Da aber namentlich Universitäten und Lehranstalten vor fester Bestellung durch Augenschein sich zu überzeugen lieben, ist die Verlagsbuchhandlung bereit, No. 2, von welcher zufällig eine höhere Auflage gedruckt wurde, als Probetafel auf Verlangen umsonst und postfrei zu übersenden. Allerdings kann das nicht, wie sonst selbstverständlich, in einer Verpackung auf Rolle geschehen, sondern die Versendung dieser Probetafel erfolgt geknifft unter Kreuzband.

Berlin SW., Hedemannstr. 10. **Verlagsbuchhandlung Paul Parey.**

Berlin, Druck von W. Büxenstein.

Beiträge zur Kenntniss der Gallenanatomie.

Von

Ernst Küster.

(Mit 21 Figuren.)

Einleitung.

Die mannigfaltigen Missbildungen der Pflanzen, die als Gallen allgemein bekannt sind, und das Interesse des Zoologen und Botanikers gleichermaassen in Anspruch nehmen, sind trotz ihrer weiten Verbreitung, ihrer auffälligen Eigenthümlichkeiten und ungeachtet der Resultate, welche das Studium solch eigenartiger Gebilde verspricht, verhältnissmässig wenig auf ihre anatomischen Verhältnisse hin untersucht worden. Sehen wir von der alten, aber vorzüglichen Arbeit des ersten Gallenanatomen Lacaze-Duthiers[1]) ab, so bleiben uns aus der Fülle der modernen botanischen Litteratur nur wenige zusammenfassende Arbeiten übrig, welche die Anatomie der genannten „Missbildungen" zum Gegenstande haben. Vor allem wäre hier Beyerinck's inhalts- und anregungsreiche Monographie über die Cynipidengallen[2]) zu nennen, ferner Küstenmacher's eingehende Arbeit über den Gerbstoff der Gallen[3]). Auf diese Arbeiten und manchen anderen verdienstvollen Aufsatz werden wir im Folgenden noch oft zu verweisen haben, desgleichen auch auf diejenigen Arbeiten, deren Autoren das Material an bekannten Thatsachen nach neuen Gesichtspunkten zu ordnen oder zu solchen zu verwerthen sich bestrebt haben, ich nenne hier die Abhandlung von Herbst „über die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese"[4]) und Appel's Dissertation „über Phyto- und Zoomorphosen"[5]).

---

1) Lacaze-Duthiers, „Recherches pour servir à l'histoire des galles". Ann. d. Sc. Nat. Botanique. III. Serie, Bd. XIX, 1853, pag. 273.

2) Beyerinck, „Beobachtungen über die ersten Entwickelungsphasen einiger Cynipidengallen". Veröffentlicht durch die Kgl. Akad. der Wissensch. zu Amsterdam 1882.

3) Küstenmacher, „Beiträge zur Kenntniss der Gallenbildungen mit Berücksichtigung des Gerbstoffs". Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXVI pag. 82.

4) Biolog. Centralbl. 1895 Bd. XV.

5) Inaugural-Dissertation (Königsberg 1899) 58 S.

Vielleicht gelingt es mir, durch die nachfolgenden Mittheilungen unsere Kenntniss der Gallenanatomie wenigstens einen kleinen Schritt weit vorwärts zu bringen.

Unsere Mittheilungen sollen sich keineswegs mit dem ganzen grossen Formenreich der Gallen beschäftigen. Wenn wir mit Thomas „jede durch einen Parasiten veranlasste Bildungsabweichung der Pflanzen“ als „Galle“ bezeichnen wollen [1]), so lassen sich von vornherein zwei grosse Gruppen von Gallen unterscheiden, deren eine alle „Hemmungsbildungen“ umfasst, d. h. alle Gallen, bei welchen Blätter oder Sprosstheile unter Einwirkung irgend eines Parasiten ihre normale Grösse nicht erreichen oder ihre anatomische Ausbildung unvollkommen bleibt [2]). Dagegen bedeutet die Anlage und Entwickelung der andern Gallen, welche die zweite Gruppe in sich vereinigt, stets ein Plus von organbildender Arbeitsleistung, — ich möchte sie unter Benützung einer den Medicinern und Pathologen geläufigen Bezeichnung als „progressive Bildungen“ zusammenfassen.

Die sorgfältige Untersuchung der Gallen lehrt, dass in der Natur die beiden Gruppen keineswegs unverbunden und wohlgesondert neben einander stehen. Wie immer, so ist auch hier an Uebergangs- und Mittelformen kein Mangel. Viele Cecidien stellen gleichsam Legierungen von progressiven und Hemmungsbildungen dar.

Unsere Arbeit beschäftigt sich hauptsächlich mit den progressiven Bildungen. Die Hemmungsbildungen werden nur gelegentlich und zum Vergleiche herangezogen werden.

Die nachfolgenden Mittheilungen sollen sich ferner, wie ihr Titel schon sagt, auf die Anatomie der Gallen beziehen. Gleichwohl werde ich dieser Beschränkung wegen nicht darauf verzichten, gelegentlich auch morphologische Fragen zu berühren. — Die anatomische Vielgestaltigkeit der von Insecten erzeugten Gallen, welche die bescheidenere Organisation aller andern weit hinter sich lässt, bringt es mit sich, dass wir uns in erster Linie den Insectengallen zuwenden; die von Myxomyceten, Pilzen, Algen oder Würmern erzeugten Bildungen werden nur beiläufig erwähnt werden.

---

[1]) Thomas, „Beiträge zur Kenntniss der Milbengallen und Gallmilben“. Giebels Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. 1873, Bd. 43, pag. 3.

[2]) Als „Hemmungsbildungen“ fasse ich daher auch diejenigen Pilzgallen auf, die sich vor allem durch Mangel an Sclerenchym, Mangel an Collenchym u. s. w. von den normalen Pflanzentheilen unterscheiden.

Untrennbar von der Anatomie der Gallen ist die Entwickelungsgeschichte. Das wichtigste, was wir hierüber zu sagen haben, soll im ersten Capitel zur Sprache kommen.

Ich möchte schon jetzt hervorheben, dass es keineswegs meine Absicht ist, etwa die einheimischen Gallen oder irgend welche kleinere Gruppe erschöpfend zu behandeln und die Glieder einer solchen Gruppe vollzählig zu beschreiben. Meine Absicht ist vielmehr, das was ich bei Untersuchung zahlreicher deutscher und ausländischer Gallenformen als wesentlich, d. h. für mehrere oder viele von ihnen als charakteristisch erkannt zu haben glaube, übersichtlich zusammenzustellen und an einigen Beispielen zu erläutern. Auch ist es mir hiebei weniger darum zu thun, möglichst viele Beispiele zu nennen, als darum, an möglichst bekannten Formen die geschilderten anatomischen Verhältnisse zu illustriren.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir vor allem selbst gesammelte, einheimische Gallen und neben ihnen eine stattliche Reihe ausländischer Formen, die mir von verschiedenen Gelehrten in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt wurden. Die Herren Dr. Behr (San Francisco), Prof. Goebel, Dr. Neger, Prof. Rathai, Dr. Ross, Rübsaamen, Dr. v. Schlechtendal und Prof. Thomas hatten die Güte, mich mit werthvollem Material zu unterstützen. Herr Custos Prof. Dr. Solereder gestattete mir die Durchsicht vieler Herbariumfascikel, die mir ebenfalls zahlreiche Ergänzungen für mein Untersuchungsmaterial eintrug.

Allen genannten Herren möchte ich an dieser Stelle für ihr freundliches Entgegenkommen meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

I. Capitel.

Entwickelungsgeschichtliches. — Versuch einer Classification der Gallen.

Lacaze-Duthiers hat in seinen citirten Studien [1]) drei Gruppen von Gallen aufgestellt: galles externes, galles internes und galles mixtes. Die Namen erklären sich fast von selbst: das Gewebe der galles externes liegt ausserhalb des gallenerzeugenden Pflanzenorganes, die galles internes liegen innerhalb des letzteren, die galles mixtes stellen Uebergangsformen dar.

---

1) a. a. O. pag. 287.

Wenn Küstenmacher[1]) als Hauptgruppen die „freien“ Gallen von den „umschlossenen“ unterscheidet, so liegt dieser Eintheilung schliesslich derselbe Gedanke zu Grunde, wie der Gruppirung Lacaze-Duthiers’. Die freien Gallen, d. h. diejenigen, welche eine eigene Epidermis haben, liegen ausserhalb des gallenerzeugenden Pflanzenorganes, sind also „galles externes“; sie entstehen aus einem meristematischen Zellcomplex, der im Verlaufe seiner Entwickelung alle histologischen Bestandtheile der Galle aus sich herausdifferenzirt. Bei ihnen ist somit die Gallenepidermis entwickelungsgeschichtlich nicht von der Epidermis der Mutterpflanze abzuleiten, sondern von dem genannten, secundären Meristem, das wir seit Beyerinck als „Gallplastem“ bezeichnen[2]). — Die „umschlossenen“ Gallen Küstenmacher’s entsprechen den „galles internes“ Lacaze-Duthiers’: sie sind von der normalen Epidermis umspannt oder die normale Epidermis geht allmählich in die Gallenepidermis über.

Beiden Eintheilungen liegen entwickelungsgeschichtliche Thatsachen zu Grunde.

Gedanken zu einer Classification der Gallen auf entwickelungsgeschichtlich-anatomischer Grundlage hat Appel in seiner citirten Arbeit ausgesprochen. Er unterscheidet drei Grundformen der Gallenbildung: Gewebeveränderung, Gewebewucherung und Haarbildung. Viele Gallen stellen eine dieser Grundformen dar, bei den anderen kehren die Grundformen in wechselnden Combinationen wieder. — Hiergegen muss ich einwenden, dass die von Appel aufgestellten drei Grundformen der Gallenbildung keineswegs von einander zu scheiden sind. Auch Gewebewucherung ist Gewebeveränderung, und dass Haarbildung von dieser principiell verschieden wäre, leuchtet mir nicht ein.

Die in den Lehr- und Handbüchern üblichen Eintheilungen der Gallen gehen entwickelungsgeschichtlichen Principien grundsätzlich aus dem Wege. Die Gallen werden in Frank’s[3]) und Sorauer’s[4]) Handbüchern, in den Gallenverzeichnissen von Hieronymus[5]) und Schlechtendal[6]) nach den verschiedenen Gruppen der gallenerzeugenden Tiere und nach den gallentragenden Pflanzen geordnet. Die Galle selbst gilt bloss als Produkt des Thieres und der Pflanze, als selbständige Form mit selbständigem Entwickelungsgang wird sie alsdann nicht mehr betrachtet. Für den praktischen Gebrauch sind Gallensysteme dieser Art die besten; als wissenschaftliche Classificirungen werden wir sie nicht gelten lassen dürfen.

---

[1]) a. a. O. pag. 112.

[2]) Beyerinck, „Beobachtungen“ u. s. w. pag. 52.

[3]) Frank, „Die Krankheiten der Pflanzen“ Bd. III, 2. Aufl. 1896.

[4]) Sorauer, „Handbuch der Pflanzenkrankheiten“.

[5]) Hieronymus, „Beiträge zur Kenntniss der europäischen Zoocecidien und der Verbreitung derselben“. Ergänzungsheft zum 68. Jahresbericht d. Schles. Ges. f. Vaterl. Kultur 1890 p. 49.

[6]) v. Schlechtendal, „Die Gallbildungen (Zoocecidien) der deutschen Gefässpflanzen“. Zwickau 1891.

Die von Thomas[1]) eingeführte Unterscheidung von Acro- und Pleurocecidien, die von Schlechtendal in den schon genannten Tabellen verwerthet worden ist, hat ebenfalls praktischen Werth. Dass sie aber eine wissenschaftlich bedeutsame Seite der Gallenformen in den Vordergrund stelle, ist mir nicht wahrscheinlich.

Die von Kerner durchgeführte Galleneintheilung[2]) berücksichtigt fast ausschliesslich habituelle Unterschiede.

Die folgenden Zeilen sollen mit einer neuen Classificirung der Gallen bekannt machen, die sich von einer Berücksichtigung der systematischen Stellung des gallenerzeugenden Insectes oder der gallentragenden Pflanze durchaus frei macht, und welche ausschliesslich die Eigenschaften der Galle selbst zur Verwerthung für geeignet erachtet. Vielleicht ist diese Art der Gruppirung für wissenschaftliche Zwecke brauchbarer als andere, da ferner in dem von uns vorgeschlagenen System entwickelungsgeschichtliche, morphologische und anatomische Kennzeichen der verschiedenen Gallen gleichermaassen Berücksichtigung finden können.

Die grosse Hauptmasse aller Gallen, mit welchen wir es zu thun haben, und welche als Hypertrophien oder „progressive Bildungen“ bezeichnet werden können, entsteht durch Wachsthum und Theilung der normalen Pflanzenzellen. Verhältnissmässig gering ist die Zahl derjenigen Gallen, die ausschliesslich durch Vergrösserung der vorhandenen Zellen ohne nachfolgende Theilung zu Stande kommen.

Die Zelltheilung, die in der Mehrzahl der Fälle dem Wachsthum der Zellen folgt, kann nun zweierlei Art sein: die neugebildeten Scheidewände sind entweder senkrecht zur Oberfläche des befallenen Pflanzenorganes orientirt, oder parallel zu dieser; es herrschen entweder Antiklinen oder Periklinen vor; mit anderen Worten: es handelt sich entweder vorwiegend um Flächenwachsthum oder vorwiegend um Dickenwachsthum des betreffenden Pflanzentheils.

---

[1]) Thomas, a. a. O. p. 514.

[2]) Kerner, „Pflanzenleben“ Bd. II p. 520. — „Filz-, Mantel-, Roll-, Stulp-, Falten-, Runzel-, Köpfchengallen, beeren-, pflaumen-, apfel-, nuss-, kapselartige Mantelgallen“ u. s. w.

Demnach unterscheiden wir drei Hauptgruppen von Gallen:

1. solche, welche nur durch Vergrösserung der vorhandenen Zellen zu Stande kommen;
2. solche, bei welchen Zelltheilungen reichlich erfolgen und Flächenwachsthum des inficirten Organs vorherrscht;
3. solche, die durch Zelltheilungen und vorherrschend durch Dickenwachsthum zu Stande kommen.

Wir begründen unsere Classification auf entwickelungsgeschichtlichen Unterschieden; die Gruppen, die wir aufstellen werden, sind aber morphologisch und anatomisch ebenso scharf von einander geschieden wie entwickelungsgeschichtlich.

1. Gruppe.

Die Gallen, welche nur durch Vergrösserung der vorhandenen Zellen zu Stande kommen, sind wenig zahlreich. Ich nenne als Beispiel zunächst die sog. „Fenstergalle" des Ahorns[1]), welche von einer Gallmücke erzeugt wird, und von der wir in Fig. 1 einen Theil in Querschnittsansicht dargestellt haben. Die oberste Palissadenschicht des Mesophylls ist, wie die Abbildung zeigt, nahezu unverändert geblieben. Die Zellen der tiefer liegenden Schichten haben sich dagegen enorm vergrössert.

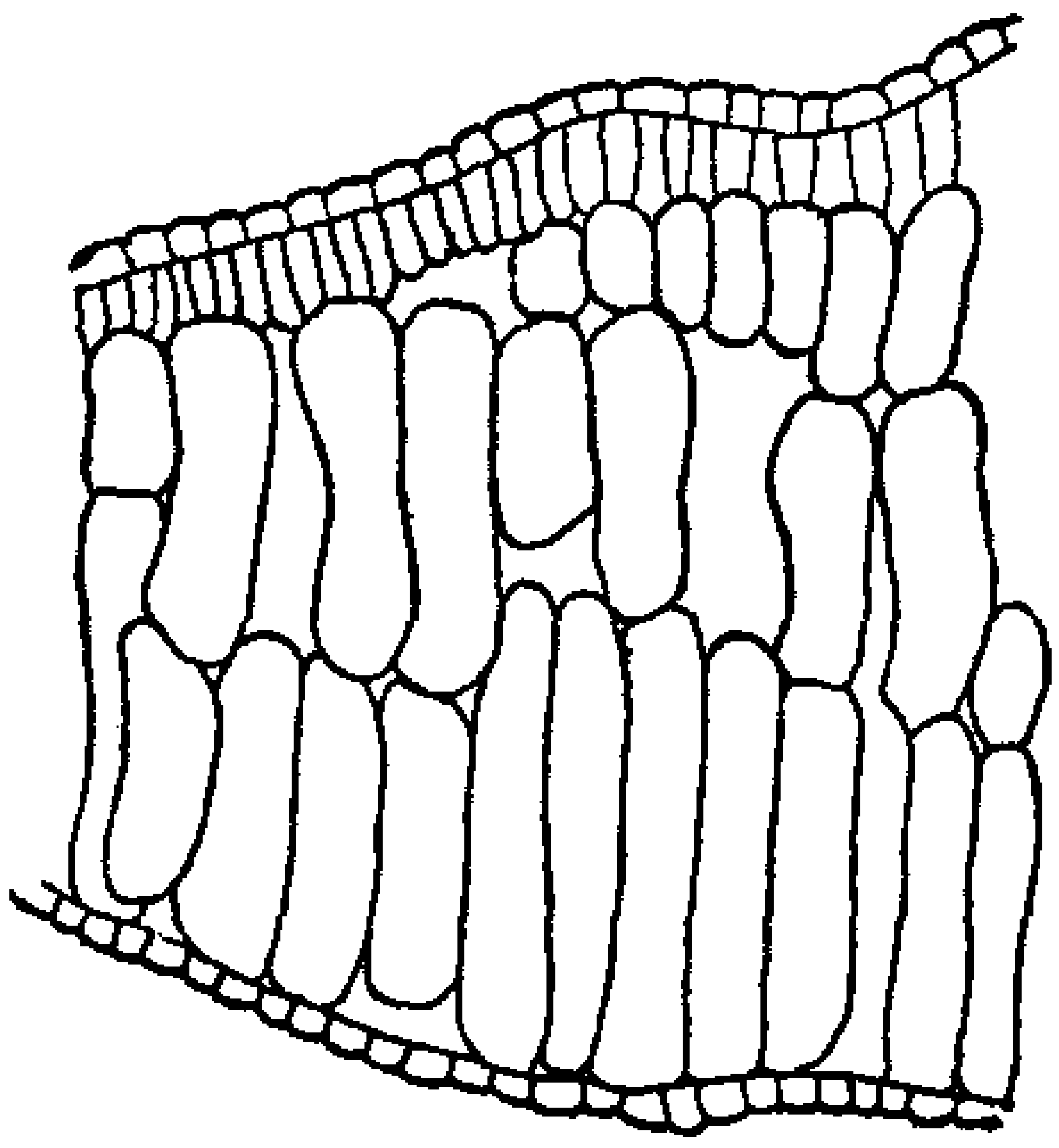


Fig. 1. Theil eines Querschnittes durch die sog. Fenstergalle des Ahorns.

Aehnliche Veränderungen erfahren die Mesophyllzellen bei den von einer Cecidomyia erzeugten Gallen auf Viburnum Lantana, die als grosse, schwarzrothe Blasen die Blätter des genannten Strauches häufig entstellen[2]). Fig. 2 zeigt den Querschnitt durch den peripherischen Theil einer solchen Galle. Die Mesophyllzellen sind zu langen, weiten Schläuchen von oft unregelmässiger Form ausgewachsen. Ein Vergleich mit dem normalen Blatttheil — in der Figur links — wird das Maass dieser abnormen Zellvergrösserung veranschaulichen.

---

[1]) Diese Bezeichnung stammt von Thomas, der die genannte Galle untersucht hat. („Die Fenstergalle des Bergahorns", Forstlich-naturwissensch. Zeitschr. 1895, Bd. IV pag. 429.)

[2]) Schlechtendals Tabellen Nr. 1150.

Auch die Erineumgallen, die zur Mehrzahl durch Bildung einzelliger Haare gekennzeichnet werden, gehören hierher, insofern als es bei ihrer Entstehung sich nur um Auswachsen, d. h. um Vergrösserung der Epidermiszellen handelt.

Ferner sind die Pockengallen, die auf den Blättern der verschiedensten Bäume (Pirus, Juglans, Sorbus u. s. w.) zu finden sind, hier zu nennen. Sie entstehen durch Vergrösserung der Mesophyllzellen, die sich gelegentlich auch mit einigen Zelltheilungen combinirt. — Diese Combination gibt uns Anlass, schon jetzt darauf hinzuweisen, dass auch bei dem von uns vorgeschlagenen Gallensystem eine völlig scharfe Umgrenzung der einzelnen Gruppen nicht durchführbar ist. Wir werden gelegentlich auf verschiedene Mittelformen aufmerksam zu machen haben, bei welchen sich die Merkmale der einzelnen Gruppen mischen und verwischen.

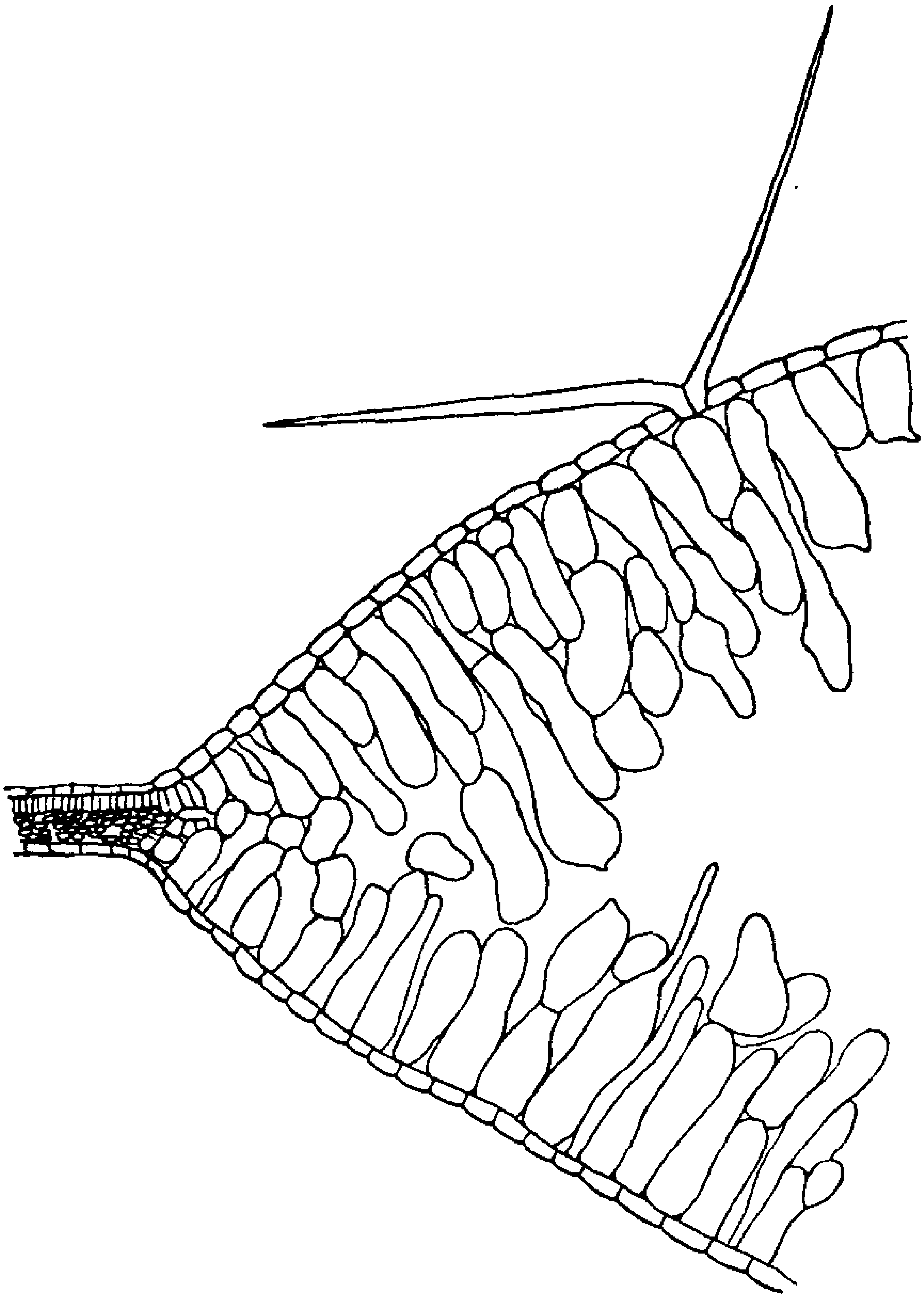


Fig. 2. Theil eines Querschnittes durch die Blasengalle von Viburnum Lantana.

Zu den Gallen, die vorwiegend durch Zellvergrösserung entstehen, sind auch manche Aelchengallen zu rechnen, die bereits ausserhalb unseres eigentlichen Themas liegen, und deren Eigenthümlichkeiten hier kurz zu erwähnen genügen mag[1]).

Die anatomischen Verhältnisse der hier genannten Gallen sind ungemein einfach: in keinem Falle wird bei ihnen durch den gallenerzeugenden Reiz irgend welche Gewebedifferenzirung veranlasst. Gerade in diesem Mangel, auf den wir weiter unten noch zurückkommen werden, liegt ein wichtiges, gemeinschaftliches Merkmal aller Gallen, die wir auf Grund ihrer Entwickelungsgeschichte in der ersten Gruppe unseres Systems vereinigt haben.

2. Gruppe.

Ungleich grösser und formenreicher sind diejenigen Gruppen von Gallen, bei welchen die Zelltheilung die massgebende Rolle spielt. Wir beginnen unsere Erörterungen mit denjenigen Gallen, bei deren Bildung die Kernspindeln mit ihrer Längsachse parallel zur Oberfläche des inficirten Pflanzenorgans sich orientiren, so dass die Zelltheilungen stets senkrecht zu dieser erfolgen.

Zunächst sollen uns die Blattgallen beschäftigen.

Wenn ein bestimmtes Areal der Blattlamina sein Flächenwachsthum fortsetzt, nachdem die umliegenden Theile es bereits eingestellt haben, oder wenn ein Blatttheil besonders intensives Flächenwachsthum entwickelt, so wird eine Stauung der Blattmasse eintreten müssen. Der intensiv wachsende Theil wird aus der Ebene des Blattes mehr oder weniger sich hervorwölben müssen. Wir werden von einer Ausstülpung, von Taschen- oder Beutelbildung sprechen können. Ob der sich streckende und sich krümmende Theil des Blattes dabei nach oben oder unten „ausschlägt“, wäre lediglich von Zufälligkeiten abhängig, wenn das Flächenwachsthum in allen Schichten des Blattgewebes mit gleicher Intensität sich vollzöge. Erfolgt dieses aber z. B. oben lebhafter als unten, so wird die Oberseite des Blattes zur convexen (äusseren) Seite der Ausstülpung werden müssen.

---

[1]) Ich verweise auf die Angaben von Ritzema Bos: „Die Aelchenkrankheit der Zwiebeln (Allium Cepa)“, Landwirthsch. Versuchsstat. Bd. 35. 1888 pag. 35. — Beyerinck („De oorzaak der Kroefziekte van de jonge ajuinplanten“ Maandblad voor Sept., uitgeg. v. w. d. Holl. Maatschappy van landbouw V 1883) hielt Zellvergrösserung für die einzige Gewebeveränderung bei der „Kroefziekte“.

Ausserordentlich gross ist die Zahl der Gallen, die lediglich als „Stauungen“ der Blattmasse, entstanden durch lebhaftes Flächenwachsthum bestimmter Blatttheile, aufzufassen sind. Die grossen, flachen Ausstülpungen, welche die Ribesblätter so häufig verunstalten, sind als eine der einfachsten Formen der durch Flächenwachsthum des Blattes entstandenen Gallen zu nennen. Die Wirkung der gallenerzeugenden Aphiden, welche hierbei im Spiele sind[1]), erstreckt sich hier auf ein verhältnissmässig grosses Areal, auf die Blattnerven sowohl wie auf die zwischen ihnen liegende Mesophyllmasse. In anderen Fällen bleiben die grösseren Blattnerven dem gallenerzeugenden, wachsthumsbeschleunigenden Einfluss unzugänglich. Die zwischen ihnen liegenden, polyedrischen Felder wölben sich vor und lassen einen umfangreichen Complex höherer oder flacherer Ausstülpungen entstehen, deren Gesammtheit wir gleichwohl als eine einheitliche Galle bezeichnen dürfen. Bildungen dieser Art werden zuweilen an Solanum nigrum durch Blattläuse verursacht.

Ohne Zweifel haben wir es hier mit einfachen Formen des bekannten Taschen- und Beutelgallentypus zu thun. Lehrreich sind die von Phytopten erzeugten Gallen auf Salviablättern[2]). Auf dem nämlichen Blatte finden wir oft flache, kugelcalottenähnliche Vorwölbungen, neben hohen, schlauchartigen Gallenformen mit engem Eingangsporus. Die endgültige Form der Galle wird stets durch die Grösse des im abnormen Flächenwachsthum begriffenen Blatttheiles ebenso sehr bestimmt werden, wie durch den Grad der Wachsthumsintensität. Je kleiner der durch den Gallenreiz zu abnormem Wachsthum angeregte Blatttheil ist, um so enger wird der Eingang des Gallenbeutels werden. Desto höher und geräumiger wird die Galle selbst ausfallen müssen, je intensiver das Flächenwachsthum vor sich geht und je länger es anhält.

Ausser den genannten Formen gehören zu dieser Gruppe die „Stengelgallen“, die Cephaloneon- und Ceratoneongallen, die auf Acer, Tilia, Alnus, Prunus, Viburnum u. a. häufig sind, die Blattlausgallen der Ulmen, die schwieligen blutrothen Auftreibungen, welche Aphis Oxyacanthae[3]) an Crataegusblättern hervorruft, die blasenförmigen Deformationen an den Blättern des Zwetschgenbaumes (erzeugt durch

---

[1]) Frank führt sie unter denjenigen Blattläusen an, „welche oberirdische Pflanzentheile bewohnen und keine Gallenbildungen erzeugen“, a. a. O. pag. 144.

[2]) Schlechtendal a. a. O. Nr. 1043.

[3]) Vergl. die vorletzte Anmerkung.

Cecidomyia Pruni.), die zierlichen, behaarten Taschengallen der Cecidomyia bursaria an den Blättern von Glechoma u. s. w.[1]).

Schon aus dieser kurzen Zusammenstellung wird ersichtlich werden, dass die auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Momente als vergleichbar vereinigten Gallen sich hinsichtlich ihrer animalischen Erzeuger aus den verschiedensten Gruppen des Insectenreiches ableiten können: wir nannten die Phytoptusgallen neben den Produkten von Blattläusen und hoch organisirten Gallfliegen.

Wenn alle Theile des inficirten Blattareals gleich intensiv wüchsen, so würde, wie gesagt, nur der Zufall darüber zu entscheiden haben, ob die Blattstauung des Gallenbeutels nach oben oder unten „ausschlägt“. Die Beobachtung lehrt nun, dass die allermeisten Blattbeutelgallen nur auf der Blattoberseite zu finden sind. Diese Gesetzmässigkeit muss durch gesetzmässig wiederkehrende Ungleichheit in der Vertheilung der Wachsthumsenergie begründet sein. In jedem Falle muss der Theil, welcher am intensivsten wuchs, auf die convexe Seite der Galle zu liegen kommen. — Die Wachsthumsintensität ist also zu Gunsten der oberen Zellschichten ungleichmässig vertheilt, grosse Differenzen scheinen jedoch nicht vorzukommen. Gewebespannungen, welche ihre Folge sein müssten, habe ich an Gallen bisher niemals nachweisen können[2]).

Die Stengelgallen, welche durch Flächenwachsthum entstehen, können wir kürzer abthun. Wir nennen zunächst diejenigen Beutelgallen, welche, als häufige Gäste der Blätter wohlbekannt, zuweilen auf Blattstiele oder jugendliche Achsentheile sich verirren[3]). Statt der Blattmasse wuchert hier die Epidermis und primäre Rinde. Durch Flächenwachsthum kommt eine Stauung der wachsenden Gewebe und ihre Ablösung von den tiefer liegenden Schichten, welche nicht an dem abnormen Wachsthum participiren, zu Stande. Ich verweise auf die von Frank¹) gegebene Abbildung der von Phytoptus auf Blättern und Zweigen des Faulbaums erzeugten Gallen. Bei Blatt- und Sprossgallen handelt es sich um die nämlichen Wachsthumsprocesse und dieselben Bauprincipien. Nur das Baumaterial ist ein anderes, und die Bedingungen für die Formung der Gallen sind verschiedene.²)

---

[1]) Als eine „Variation“ des gewöhnlichen Beutelgallentypus bezeichnet Appel (a. a. O. pag. 12) die Galle der Hormomyia piligera, die in allen Buchenhainen reichlich zu finden ist. Diese Galle entsteht aber keineswegs durch Flächenwachsthum; weder entwickelungsgeschichtlich noch anatomisch oder morphologisch hat sie etwas mit den von uns in der zweiten Gruppe zusammengefassten und als „Blattstauungen“ gedeuteten Gallen etwas gemeinsam. Da die mit der Entwickelungsgeschichte der Gallen minder Vertrauten durch die von Appel versuchte Parallelstellung zwischen den Beutelgallen und der Piligeragalle leicht zu falschen Vorstellungen geführt werden könnten, glaubte ich diese corrigirende Notiz nicht unterdrücken zu sollen.

[2]) Die Ungleichheit der Wachsthumsenergie wird von Appel (a. a. O. pag. 40, 41), auf dessen Mittheilung ich hier verweise, treffend durch die Annahme erklärt, dass der Reiz des Gallenthieres in der nächsten Nähe des letzteren hemmend oder doch minder beschleunigend wirkt, so dass die Blattunterseite, an welcher die Thiere zu sitzen pflegen, im Wachsthum zurückbleibt.

[3]) Ueber „verirrte“ Gallen verschiedener Art berichtet Thomas, „Aeltere und neue Beobachtungen über Phytoptocecidien“, Hallische Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. Bd. 49 pag. 347.

Interessante Gallen, die uns dasselbe Princip des Flächenwachsthums wiederfinden lassen, sind die von Thomas³) beschriebenen Hautfalten am Stengel von *Galium*, die ebenfalls von Phytopten verursacht werden: „... an den stärkst deformirten Trieben aber war diese Ablösung zugleich mit einer enormen, durch vermehrte Zellbildung ermöglichten Ausdehnung verbunden, so dass die zweischichtige Haut sich in breite Falten zu legen vermocht hatte, zwischen denen, im innersten verborgen, die Gallmilben sich befanden“.

Wenn an cylindrischen Organen allseits Wachsthum in der Richtung der Oberfläche wirksam wird, so werden die einzelnen Theile des wachsenden Organs sich radial-centrifugal vorwärts schieben; wenn es sich um solide Sprosse handelt, werden diese hohl werden,

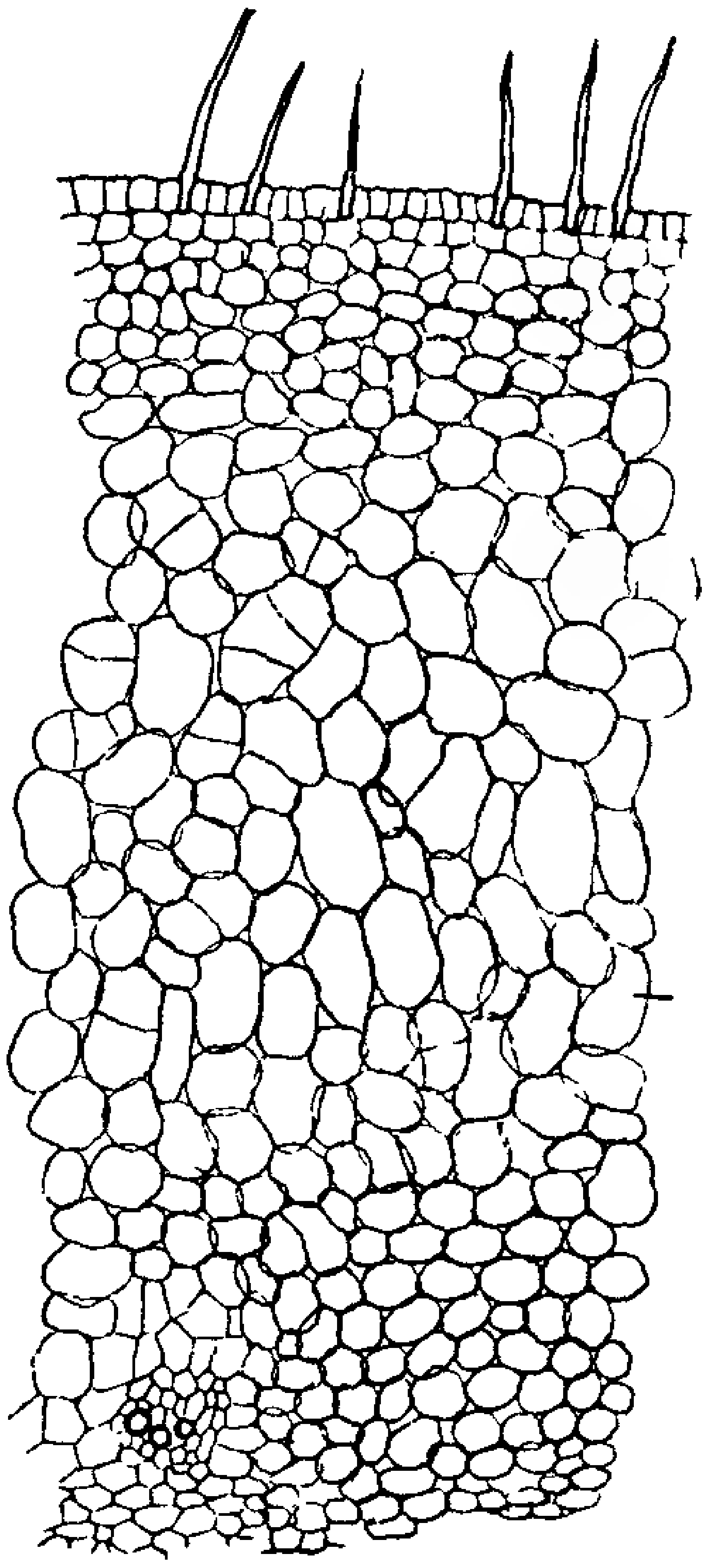


Fig. 3. Theil eines Querschnittes durch einen der sog. „chinesischen Galläpfel“.

---

1) a. a. O. pag. 56, Fig. 13.

2) Aus diesem Grunde scheint es mir unvortheilhaft, von „Dimorphismus“ zu sprechen, wie es Frank (a. a. O.) bei Besprechung dieser Blatt- und Sprossgallen thut. Dieser Terminus bleibt vielleicht besser für diejenigen Fälle reservirt, in welchen das nämliche Insect an verschiedenen Pflanzenorganen oder -Arten so verschiedene Gallenbildungen erzeugt, wie etwa *Aphilothrix lucida* an den Blättern und Früchten verschiedener Eichenarten (nach Eckstein, „Pflanzengallen und Gallenthiere“, Leipzig 1891).

3) Thomas, „Aeltere und neue Beobachtungen u. s. w.“ a. a. O. pag. 351.

bei hohlen Sprosstheilen wird der Intercellularraum grösser werden. Die an Festucahalmen von Isosoma erzeugten Gallen gehören zu denjenigen, welche durch Zelltheilungen im Sinne des Flächenwachsthums zu Stande kommen.

Die in der „zweiten Gruppe“ von uns vereinigten Gallenformen stehen in einer Beziehung den Vertretern der ersten Gruppe nahe: auch ihnen fehlt jegliche histologische Differenzirung. Die Gruppe, die wir von entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen ausgehend aufgestellt haben, erscheint durch diese negativen Eigenschaften auch anatomisch hinreichend charakterisirt. Sie unterscheidet sich in diesem Punkte wesentlich von der dritten Gruppe, deren Formen in anatomischer Hinsicht ungemein reich und mannigfaltig differenzirt sind. Die Beutelgallen, deren Betrachtung wir nunmehr abschliessen wollen, bestehen durchweg aus gleichwertigen Parenchymzellen (vergl. Fig. 3), ihre Anatomie bietet wenig Abwechslung und wenig Interesse.

3. Gruppe.

Die dritte Gruppe ist die gestaltenreichste unter allen und die interessanteste für den Morphologen wie für den Anatomen. Wir rechnen zu ihr alle Gallen, welche durch Zelltheilung und durch Dickenwachsthum des inficirten Pflanzenorgans entstehen.

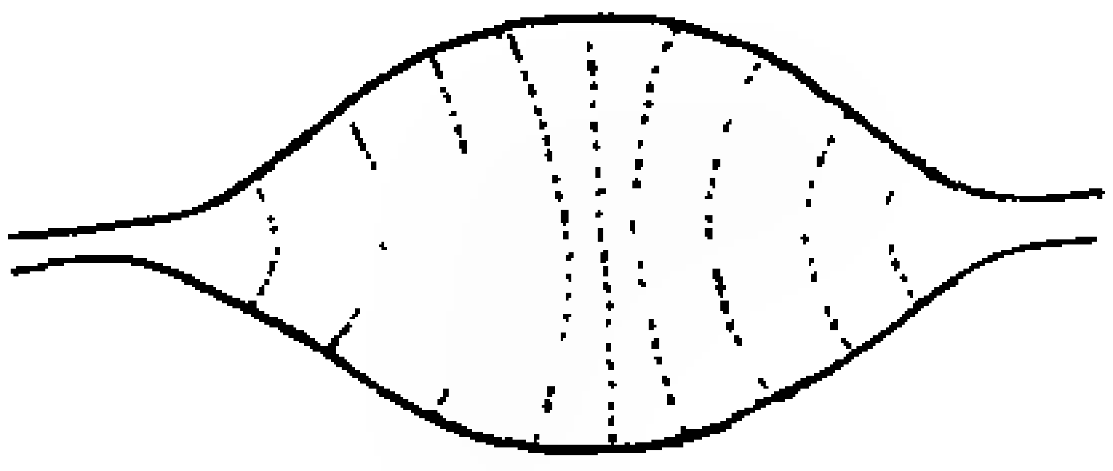


Fig. 4. Querschnitt durch eine biconvexe Blattgalle Schematisirt.

Es ist erstaunlich, welch zwingende Gesetzmässigkeit die Kernspindeln bei den Zelltheilungen sich stets senkrecht zur Oberfläche des inficirten Pflanzenorgans einstellen lässt. Bei vielen Blattgallen (vergl. Fig. 5, 6, 8) beweist die anatomische Struktur ohne Weiteres, dass sie nur durch Zelltheilungen parallel zur Oberfläche des betreffenden Pflanzenorgans entstanden sind, dass auch nicht eine einzige „Antikline“ sich bei ihnen gebildet hat.

Bei den geschlossenen Gallen, deren Zellen meist in äusserst regelmässige Reihen geordnet sind, krümmen sich die letzteren im peripherischen Theil der Gallen oft concav nach aussen (vergl. Fig. 4). Alle Zellreihen stehen senkrecht auf der oberen wie der unteren Oberfläche der Galle und lassen sich als orthogonale Trajectorien zu den Umrisscurven des Gallenquerschnittes auffassen. Die Krümmung der Zellreihen kommt ohne vitales Zuthun des Organismus rein mechanisch zu Stande, worauf ich hier zur Vermeidung irriger Deutungen aufmerksam machen wollte.

Wir beginnen wieder mit den Blattgallen.

Die Form der Galle ist abhängig von der Lage der sich theilenden Gewebeschichten, sowie von der Vertheilung der Wachsthumsintensität. Die Epidermis bleibt bei den umschlossenen Gallen meist unthätig.

Das eigentlich gallenliefernde Gewebe ist das Mesophyll. Wachsen alle seine Schichten in die Dicke, so resultirt eine Galle, welche auf beiden Seiten des Blattes als Vorwölbung sichtbar ist. Wachsen nur die obersten Gewebeschichten in die Dicke, so werden sie, wie es bei einer Galle auf Parinarium (vergl. Fig. 17 L) geschieht, die Epidermis ablösen und in die Höhe heben können; die Galle wird nur auf der Oberseite des Blattes sichtbar sein.

Wenn die peripherischen Theile der inficirten Stelle minder intensiv in die Dicke wachsen als die centralen, so entsteht ein sanft anschwellender, linsenförmiger Gallenkörper. Wächst aber die inficirte Stelle allenthalben gleich oder doch nahezu gleich stark, so entstehen cylindrische, bezw. kegel- oder kegelstumpfförmige Protuberanzen.

Einen eigenen Typus wichtigster Art repräsentiren die galles externes, die aus einem relativ eng begrenzten Gewebecomplex, dem „Gallplastem“ hervorgegangen sind und in energischem Wachsthum und lebhafter Zelltheilung gleichsam aus der Blattfläche hervorgequollen sind. Diese Gallen — gleichviel ob es sich um spross- oder um blattbürtige Gallen handelt — erreichen in äusserer und innerer Gestaltung die letzten Grenzen: ihnen ist schliesslich nichts mehr unmöglich. Sie sind es auch, deren complicirte anatomische Verhältnisse uns im nächsten Capitel mehr als die der anderen Gallenformen in Anspruch nehmen werden. Alle Details bleiben für diesen Abschnitt unserer Mittheilungen verspart. Nur das, was zur Charakterisirung der ganzen Gruppe beiträgt, muss schon hier in Kürze erwähnt werden.

Die durch Dickenwachsthum entstandenen Spross- und Blattgallen bestehen nicht aus homogenem Gewebe wie die durch Flächenwachsthum entstandenen: in ihrem anatomischen Aufbau herrscht vielmehr die grösste Mannigfaltigkeit. Im Innern, als Auskleidung der Larvenkammer, kommt eine mehr oder minder scharf umgrenzte, wohl charakterisirte Nährschicht („partie alimentaire“ Lacaze-Duthiers') zur Ausbildung; ihre Zellen dienen zur Fütterung der Larven. Diese Gewebeschicht fehlt niemals ganz. — Nach aussen folgt die mechanische oder die Hartschicht („couche protectrice"), die als feste Hülle die Larvenhöhle und die zarte, schutzbedürftige Nährschicht umgibt: nur sehr wenige Gallen lassen dieses Gewebe vermissen. Weiterhin nach aussen folgt auf die mechanische Gewebeschicht bei den meisten Gallen eine wohlcharakterisirte Gallenrinde, die als Durchlüftungsgewebe, als Wasserreservoir, als Stärkespeicher, als Assimilationsgewebe oder durch chemische Eigenschaften als Schutzschicht zu fungiren befähigt ist. — Nicht selten ist auch ein besonderes Hautgewebe vorhanden.

Neben denjenigen Formen, welche eine der drei genannten Gruppen mit allen ihren entwickelungsgeschichtlichen, morphologischen und anatomischen Kennzeichen mit unverkennbarer Deutlichkeit vertreten, sind diejenigen überaus selten, welche als Ausnahmen von der Regel zu nennen sind.

Der „Pocken" gedachten wir schon bei Besprechung der ersten Gruppe. Oft treten in ihnen auch Zelltheilungen der Quere nach auf, ohne dass von einer Gewebedifferenzirung sich etwas entdecken liesse.

Viele Gallen bestehen in Emergenzenbildung. Bei Blattgallen dieser Art wuchert das Mesophyll an bestimmten, eng umgrenzten Stellen und führt zur Entstehung schlanker Gewebesäulen, die aus Blattparenchym bestehen und von einer normal gebauten Epidermis umspannt sind. Gewebedifferenzirung fehlt auch hier. Die Gallen bestehen durch und durch aus homogenem Gewebe. Man kann sich hier allerdings fragen, ob Emergenzen wie die von Cecidomyia Crataegi erzeugten, nicht mit demselben Recht auch zur zweiten Gruppe von Gallen gerechnet werden könnten, die durch vorherrschendes Flächenwachsthum charakterisirt werden. Die Epidermis bethätigt sich bei den Emergenzengallen offenbar in sehr ergiebigem Flächenwachsthum und ohne genaue, entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen wird sich kaum mit Sicherheit entscheiden lassen, ob nicht vielleicht auch das innere Gewebe der Emergenz vorwiegend durch Flächenwachsthum und Zelltheilungen senkrecht zur Blattfläche zu Stande gekommen ist.

Bei manchen Gallen sind Flächen- und Dickenwachsthum gleichermaassen an der Bildung der Gewebewucherungen betheiligt. Bei ihnen werden wir von einer endgültigen Einreihung in die eine oder andere der aufgestellten Gruppen absehen müssen. Uebergangsformen sind, wie überall, so auch hier, häufig.

Zum Schluss des Capitels wollen wir noch die Fragen erörtern, welche Gewebeschichten des inficirten Pflanzenorgans vornehmlich an der Gallenbildung theilnehmen, und welche Veränderungen sie bei diesem Vorgange erfahren.

Bleiben wir zunächst bei den Blattgallen, deren Verhältnisse durch ihre mannigfaltigen Complicationen uns besonders interessiren.

Bei den durch Flächenwachsthum der Blätter entstandenen Gallen müssen wir voraussetzen, dass alle Theile des Blattes — obere Epidermis, Mesophyll und untere Epidermis — bei der Gallenbildung sich betheiligen. Auf den geringen graduellen Unterschied im Wachsthum der oberen und unteren Blattschichten ist oben bereits hingewiesen worden; das lebhafteste Wachsthum lassen die oberen Zelllagen des Blattgewebes erkennen. Die Mehrzahl der Blattrollungsgallen darf man sich übrigens nicht durch einseitig gesteigertes Flächenwachsthum des Blattes entstanden denken, sie sind vielmehr Hemmungsbildungen, bei welchen die Rollungen und Faltungen des Blattes in seiner Knospenlage nicht durch entsprechende Wachsthumsvorgänge ausgeglichen worden sind[1]). Das Gegentheil gilt beispielsweise von einigen Pemphigusgallen der Terebinthe, bei welchen neben abnormer Dickenzunahme Wachsthum in der Richtung der Blattfläche eintritt, das bald an der Blattoberseite (P. retroflexus), bald an der Blattunterseite (P. pallidus) vorherrschend zur Wirkung kommt.

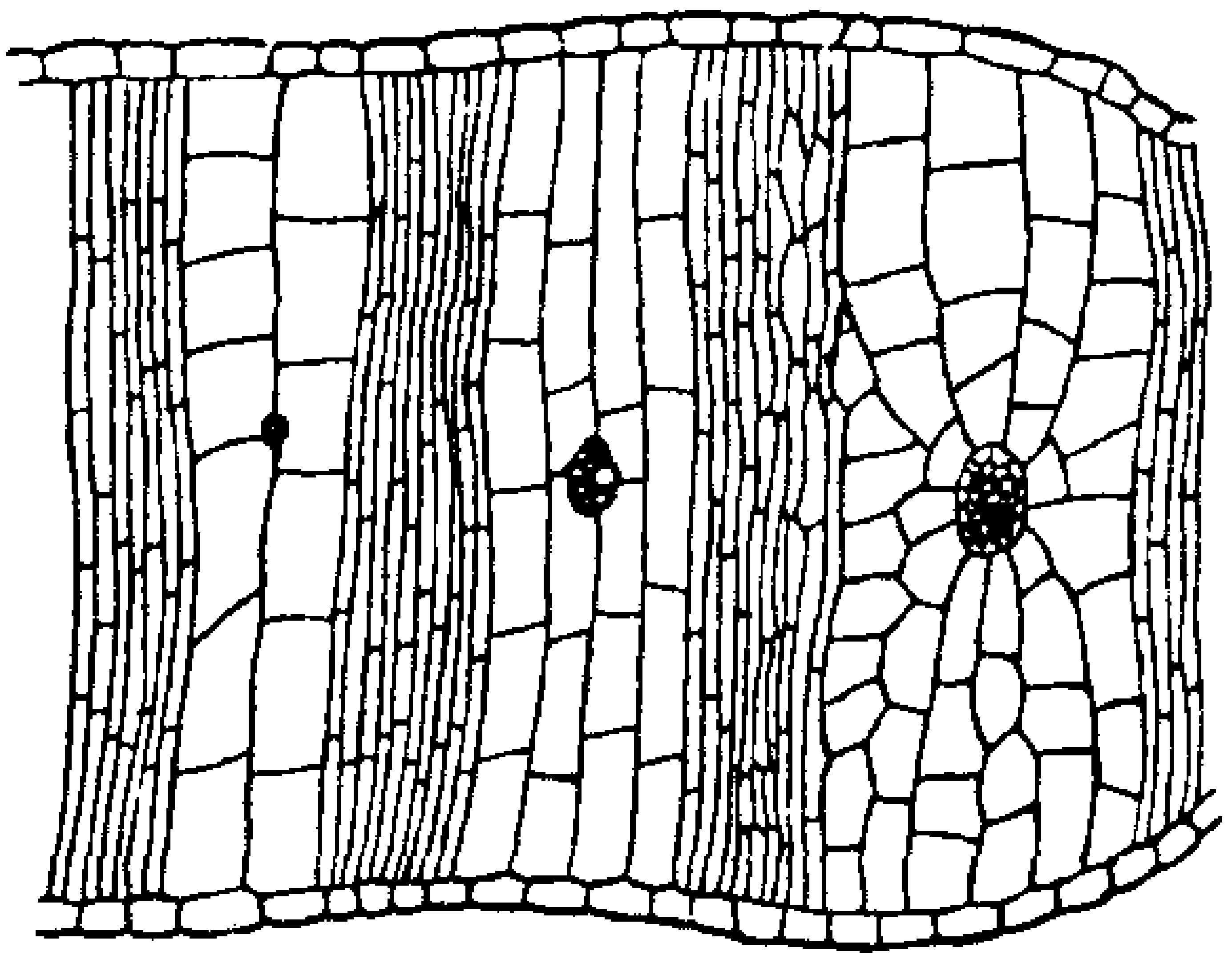


Fig. 5. Theil eines Querschnitts durch die Galle von Cecidomyia tiliacea.

Dass von Gewebedifferenzirungen bei den vorwiegend durch Flächenwachsthum entstandenen Gallen nicht die Rede ist, haben wir oben schon erläutert. Die Frage nach der histologischen Verwerthung oder Umwerthung der normalen Gewebe bei der Gallenbildung gewinnt daher erst bei Besprechung der anderen Gruppe von Gallenformen, bei der das Dickenwachsthum vorherrscht, besonderes Interesse.

Die Epidermis spielt bei der Gallenbildung eine verhältnissmässig bescheidene Rolle. Oft bleibt sie gänzlich unverändert. Bei den Pocken beispielsweise, bei der von Cecidomyia tiliacea erzeugten

---

1) Thomas, a. a. O. pag. 537.

Lindengalle (vgl. Fig. 5), bei der in Fig. 6 dargestellten Galle von Phyllirea angustifolia u. s. w. ist das Mesophyll der eigentliche Heerd der Gallenbildung. Die obere wie untere Epidermis behalten ihren Charakter unverändert bei.

Die einfachste Veränderung, welcher die Epidermiszellen bei der Gallenbildung zuweilen unterworfen sind, besteht in auffälliger Volumenzunahme der einzelnen Zellen. Beispielsweise bei den knorpeligen Blattrandgallen, die von Phytopten an Weiden erzeugt werden, nimmt die Epidermis den Charakter eines wasserspeichernden Gewebes an. Die Höhe der einfachen epidermalen Zellanlage erreicht und übertrifft alsdann die Mächtigkeit eines normalen Blattes. Bei der genannten Galle beschränkt sich diese Metamorphose auf die Epidermis der Blattoberseite.

Recht selten scheint der Fall zu sein, dass die Epidermis durch Wachsthum und wiederholte Zelltheilung voluminöse Gewebewucherungen liefert, wie es Beyerinck für eine von Brachyscelis sp. erzeugte Eucalyptusgalle beschrieben hat[1]).

Unzweifelhaft die häufigste und auffälligste Veränderung, die sich bei Entstehung von Gallen am Epidermisgewebe abspielt, ist die Haarbildung. Bei vielen Phytoptusgallen (Erineum) liegt ihr wichtigstes Kennzeichen in der charakteristischen Behaarung.

Ein ungleich plastischeres Material zur Bildung mehr oder weniger differenzirter Gallengewebe liefert das Mesophyll. Erinnern wir uns zunächst daran, dass viele hoch organisirte Cynipidengallen aus einem dem Mesophyll entstammenden „Gallplastem“ sich entwickeln. Allerdings ist hiebei zu beachten, dass dieser inficirte Theil des Mesophylls topographisch wie histologisch seinen Charakter völlig aufgibt, — topographisch, weil seine Hauptmasse aus der ursprünglichen Lagerung zwischen den beiden Blattepidermen heraustritt, histologisch, weil die Form der Zellen ebenso wenig wie ihre Stellung zu einander die Charaktere des Palissaden- oder Schwammparenchyms wiederholt. Es handelt sich hier um eine Neubildung im vollsten Sinn des Wortes, deren Details uns, streng genommen, nicht zu beschäftigen haben, wenn wir die Betheiligung von Epidermis und Mesophyll des Blattes an der Gallenbildung ermitteln wollen.

Gallen, wie die erwähnte biconvexe Lindengalle, gehören dem andern einfacheren Typus an, bei welchem die beiden Blattepidermen erhalten bleiben und sich innerhalb der letzteren die eigentliche Gallenbildung abspielt. Innerhalb dieser Grenzen ist gleichwohl das Mesophyll der weitgehendsten Modificationen und verschiedenartigsten Umgestaltungen fähig. Es entstehen sclerosirte Zellen der verschiedensten Form, die sich zu mechanischen Geweben vereinigen, ferner, eiweissreiche Speicherzellen, die das Nährgewebe der Gallen bilden u. s. f.

---

[1]) Beyerinck, „Eucalyptusgallen“. Nederl. Kruidkund. Archief. II. Serie, VI. Bd., 1895, pag. 625.

Bei der genannten Lindengalle (vergl. Fig. 5) sind alle Schichten des Mesophylls in gleichem Maasse umbildungsfähig. Sehr zahlreich sind die Gallen, bei welchen im Gegensatz zu jenem Typus ein Unterschied zwischen den oberen und unteren Schichten des Mesophylls zwischen Palissaden- und Schwammparenchym sich zu erkennen gibt. Der Unterschied liegt dann stets darin, dass die unteren Parenchymschichten in höherem Maasse umbildungsfähig sind, als die oberen. Als Beispiele können auch hier wieder die primitiven Pockengallen dienen: die obersten Parenchymschichten bleiben oft gänzlich unverändert.

Analoges gilt von der Fenstergalle des Ahorns (vergl. Fig. 1), bei der ebenfalls oft nur die unteren Schichten des Mesophylls an der Gallenbildung theilnehmen.

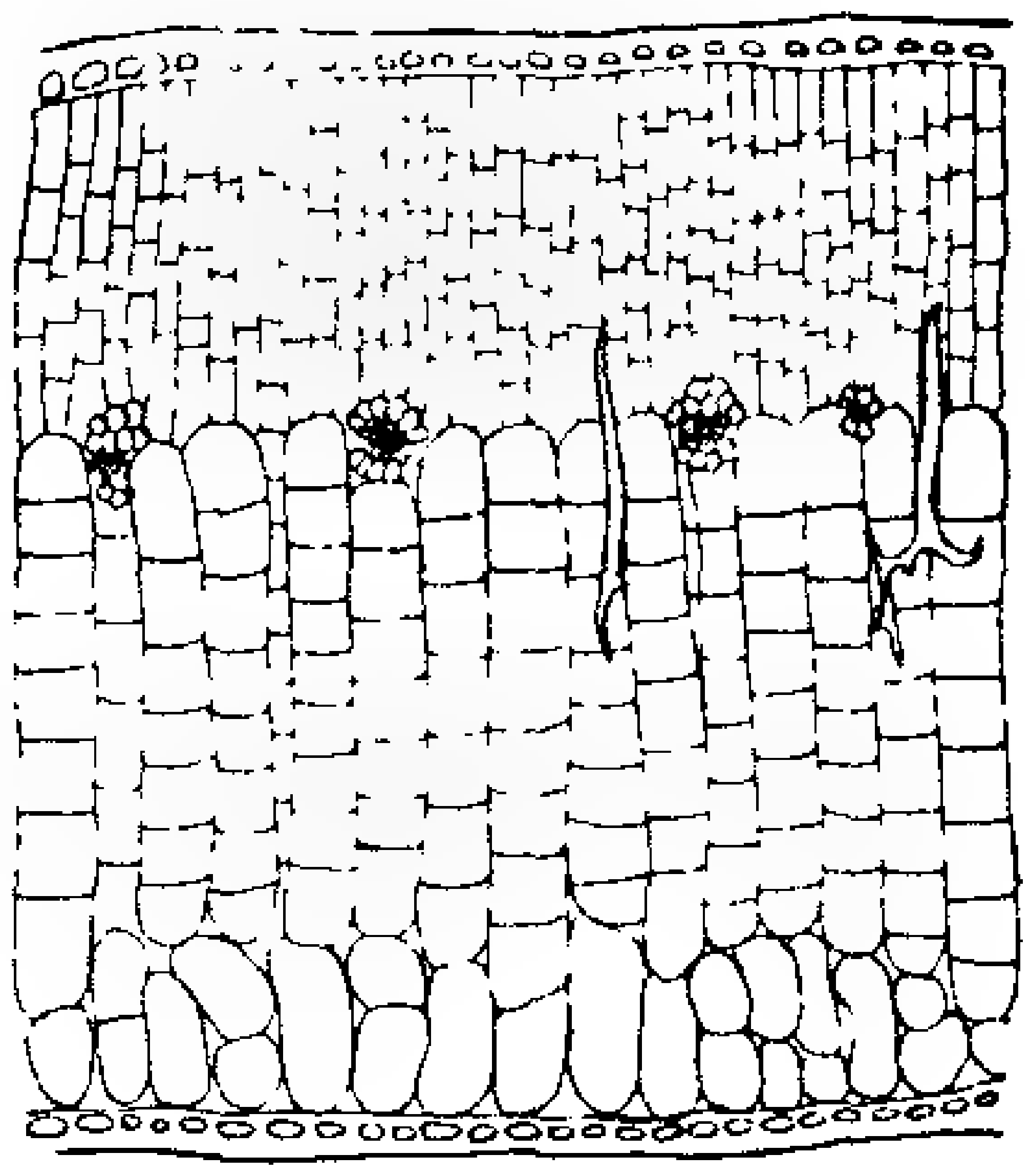


Fig. 6. Theil eines Querschnitts durch die von Braueriella Phyllireae an Phyllirea erzeugte Galle.

Fig. 6 stellt den Querschnitt durch eine Galle von Braueriella Phyllireae an Phyllirea rufescens dar[1]). Die Mesophyllzellen des unteren Blatttheiles sind fast sämmtlich zu langen, parallelwandigen Schläuchen ausgewachsen, in welchen vielfach Quertheilung erfolgt ist. Die Zellen der oberen Mesophyllschichten dagegen, welche oberhalb des Gefässbündelniveaus liegen, sind völlig unverändert geblieben.

Ein lehrreiches Beispiel ist ferner die Eichengalle von Cecidomyia Cerris. Die obere Blatthälfte liefert dickwandige, verholzte Zellen, die sich zu einem kugel-, calotten- oder stumpfkegelförmigen mechanischen Mantel zusammenschliessen. Die grosse Hauptmasse der

---

1) De Stefani, „Produzioni patologiche sulle piante causate da animali". Agricoltore Calabro-Siculo Bd. XXIII. 1898. -- Material von dieser Galle verdanke ich Herrn Dr. Ross.

Galle geht aus der unteren Blatthälfte hervor. Fig. 7 veranschaulicht das Querschnittsbild dieser Galle.

Besonders deutlich lässt sich derselbe Unterschied zwischen den oberen und unteren Schichten des Mesophylls an einer Blattgalle von Banisteria (Malpighiaceae) demonstriren, deren eigenthümliche Struktur in Fig. 8 dargestellt ist[1]). Die oberste Palissadenschicht bewahrt ihren normalen Charakter, während die nach innen folgenden Zellschichten eine weitgehende Umgestaltung erfahren.

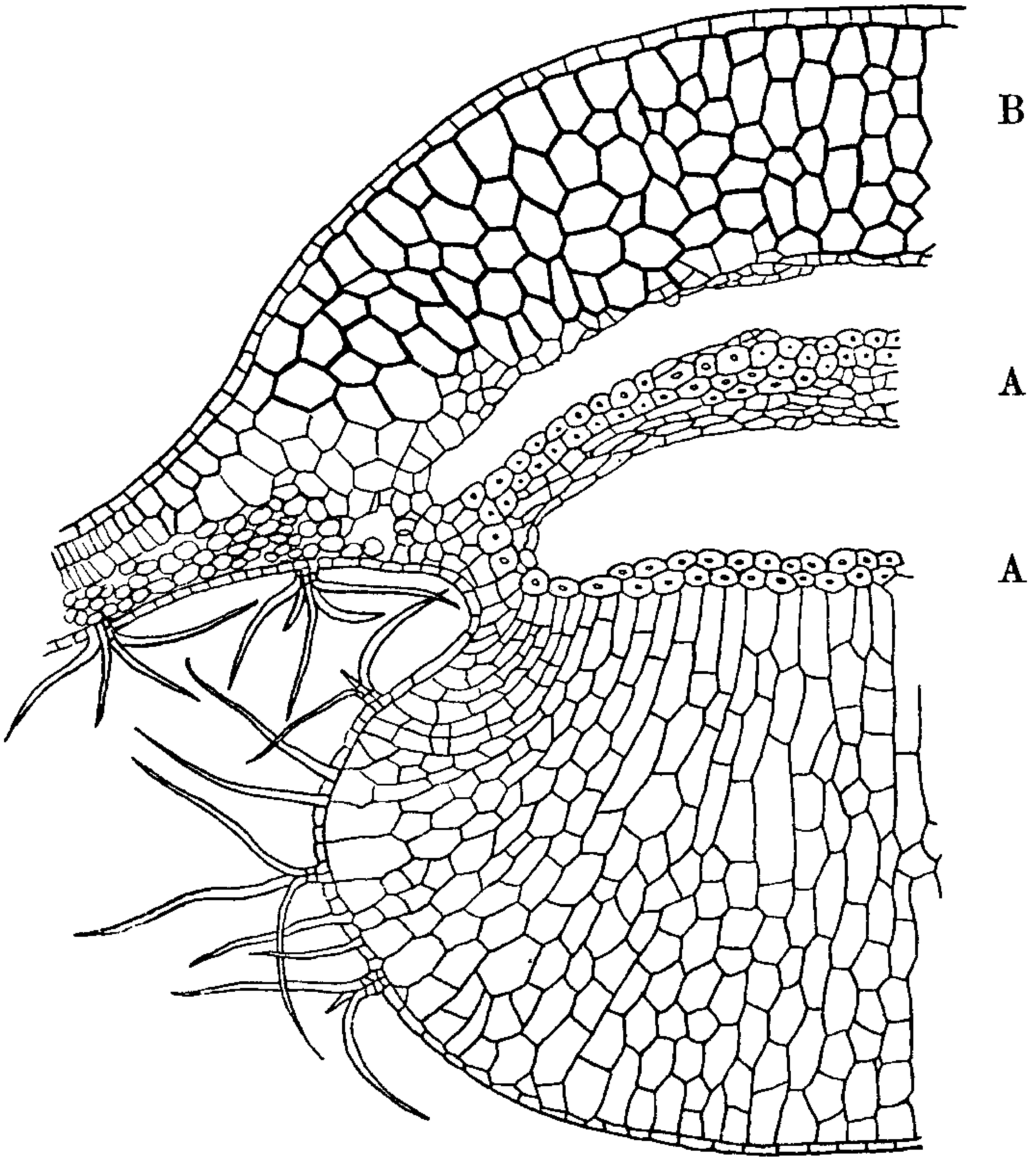


Fig. 7. **Querschnitt durch die Galle von Cecidomyia Cerris (halb). AA innerer mechanischer Mantel, B äusserer mechanischer Mantel.**

Es frägt sich nun, ob bei diesen oder ähnlichen Gallenbildungen der gallenerzeugende Reiz die unverändert gebliebenen Zellschichten nicht mehr erreicht hat, oder ob diese ihm widerstanden haben, d. h. ob sie aus minder empfindlichen Zellelementen zusammengesetzt

---

1) Das Material der Banisteriagalle entstammt dem Münchener Herbarium.

sind, als die zur Gallenbildung verwendeten Nachbarschichten. Ich bin geneigt, der letztgenannten Möglichkeit den Vorzug zu geben. Dass verschiedene Gewebearten dem gallenerzeugenden Reiz gegenüber verschieden empfindlich sind, beweist der Vergleich zwischen dem Verhalten des Mesophylls und den gallenbildenden Leistungen des Epidermis. Dass ähnliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Schichten des Mesophylls existiren, wird mir ferner durch die scharfe Grenze zwischen unverändertem und weitgehend modificirtem Gewebe wahrscheinlich. — Vielleicht hängt es auch mit einem derartigen Unterschied zwischen oberen und unteren Mesophyllschichten zusammen, dass die meisten Gallen, die in Form von „Galläpfeln“ aus der Blattfläche heraustreten, auf der Blattunterseite angeheftet sind.

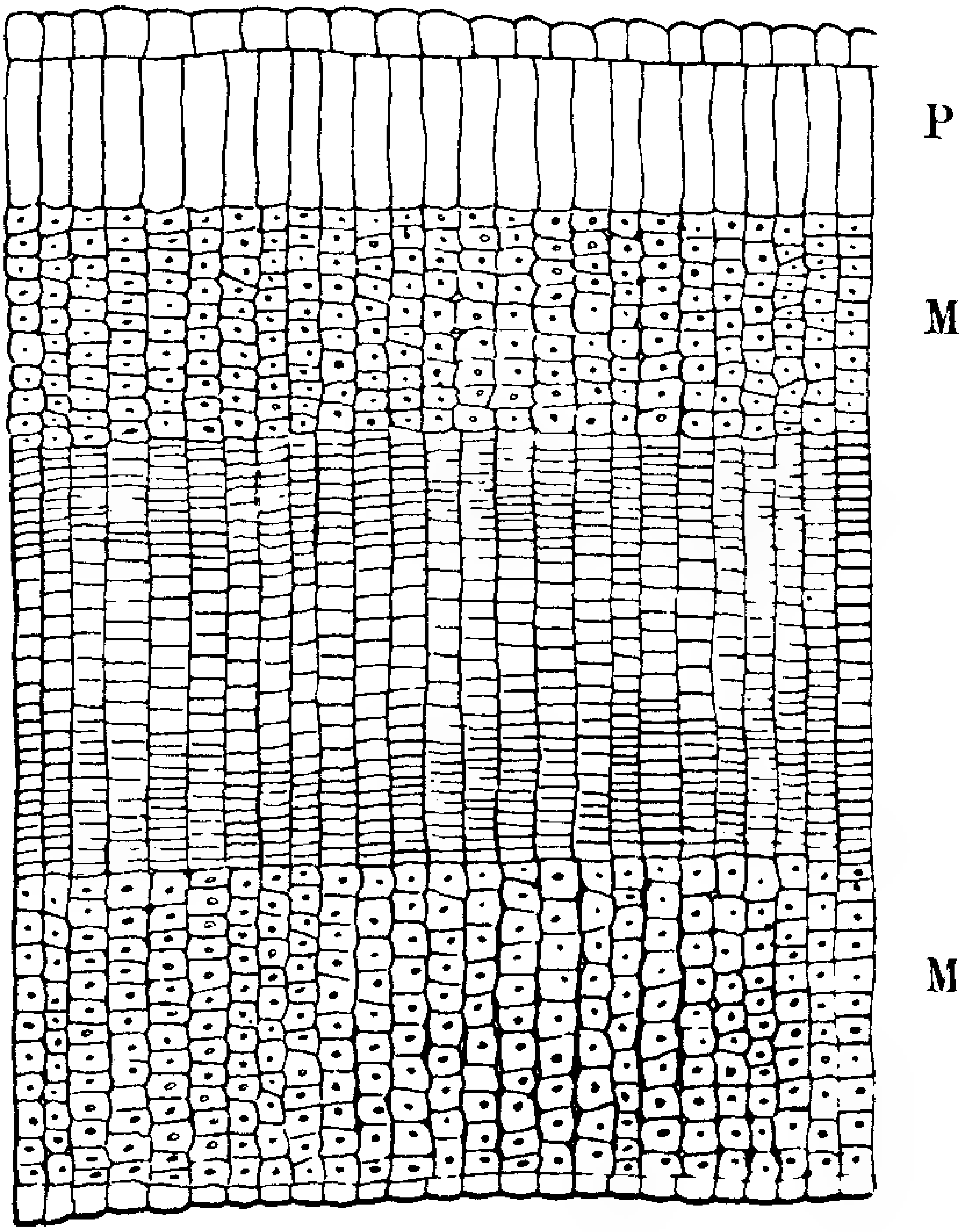


Fig. 8. **Querschnitt durch einen Theil der Banisteriagalle. MM mechanischer Mantel, P die unveränderte Palissadenschicht.**

Bei den Spross- oder Stengelgallen herrschen ähnliche Verhältnisse wie bei den Blattgallen; auch hier betheiligen sich vorwiegend die tiefer liegenden Gewebeschichten an der Gallenbildung: die Rinde und vor allem das Mark. Die Epidermis spielt eine verhältnissmässig untergeordnete Rolle.

Nachdem in diesem Kapitel so oft von der verschiedengradigen, inneren Ausbildung der Gallen die Rede war, kann ich nicht umhin, mit einigen Worten noch auf die von Sachs vertretene Anschauung über unser Thema einzugehen.

Seit Sachs ist der Grad der Gewebedifferenzirung einer Galle wiederholt mit dem Entwickelungsstadium des gallentragenden Pflanzenorgans zur Zeit der Infection in Verdindung gebracht worden. Als eines der Hauptresultate entnimmt Sachs[1]) der Eckstein-schen Arbeit über „Pflanzengallen und Gallenthiere“ folgendes: „Diejenigen Reize, welche von den Gallenthieren direct auf den Vegetationspunkt und die jüngsten embryonalen Gewebe ausgeübt werden, erzeugen Gallenformen, welche wie eigenartige Organismen gestaltet, und innerlich differenzirt, oft eine sehr hoch entwickelte, morphologische Eigenart besitzen, als ob es selbständige und hoch organisirte Pflanzenspecies wären; die an älteren Gewebekörpern veranlassten Reize dagegen bringen nur Gewebewucherungen ohne bestimmte morphologische Charaktere hervor; endlich Einwirkungen gewisser Thiere auf beinahe oder ganz fertige Pflanzenorgane sind einfach morphologisch gleichgültig oder schädlich, ohne morphologische Effecte zu erzielen.“

Die nähere Kenntniss der Gallen und ihre Entstehung hat nun gelehrt, dass die Verhältnisse durchaus nicht so einfach liegen, wie dem Sachs'schen Satze nach anzunehmen sein könnte. Wie Appel[2]) mittheilt, erkannte Sachs selbst eine „nähere Erläuterung“ zu seinen Mittheilungen als nothwendig, die in der citirten Arbeit Appel's denn auch gegeben wird.

Es gibt eine stattliche Reihe von Gallen, die an sehr jugendlichen Organen angelegt werden und in ihrem ausgebildeten Zustande weder morphologisch noch anatomisch hohe Differenzirung erkennen lassen. Ebenso fehlt es andererseits keineswegs an Gallen, die verhältnissmässig spät, d. h. an bereits differenzirten Geweben angelegt werden und gleichwohl — morphologisch wie anatomisch — mannigfaltige Ausgestaltung erfahren.

Beginnen wir mit dem letztgenannten Fall. Die relativ spät angelegten, hoch differenzirten Gallen beweisen, dass „morphologische Processe durch Reize auch noch in einer Phase des Pflanzenwachsthums angeregt werden können, in welcher sonst dieselben nicht mehr vor sich zu gehen pflegen". Den Widerspruch dieser Thatsache mit der von Sachs stammenden Eintheilung der Wachsthumsphasen (morphologische und physiologisch-biologische), der nach Sachs und Appel nur ein scheinbarer ist und durch die Thatsache seine Erklärung findet, „dass viele Gallenerzeuger im Stande sind, schon differenzirtes Gewebe in eine ursprüngliche Form zurückzuverwandeln, aus somatischem wieder embryonales zu bilden (Appel)", lasse ich ganz ausser Betracht. Falls aber in diesem Zusatz gleichzeitig eine Erklärung dafür liegen soll, dass hoch organisirte Gallen auch fern vom Vegetationspunkt entstehen können, so vermag ich nicht, mit ihm mich einverstanden zu erklären. Der Vegetationspunkt und die Organe, welche die embryonale Phase noch nicht hinter sich haben, sollten nach Sachs ihres Reichthums an formbildenden Stoffen wegen zur Bildung hoch organisirter Gallen befähigt sein. Die Bildung des meristematischen (embryonalen) Gewebecomplexes, des Gallplastems, geht doch aber von bereits differenzirten Gewebeschichten aus, bei welchen nach der Sachs'schen Lehre die stoffbildenden Stoffe mindestens schon in Abnahme begriffen sein müssten. Ueberdies ist offenbar die Bildung des Gallplastems schon die erste Phase der Gallenbildung; das Plastem ist schon die jugendliche Galle selbst und nicht das Gewebematerial, welches das Gallenthier vorfindet.

---

[1]) „Physiologische Notizen VII: Ueber Wachsthumsperioden und Bildungsreize“, Flora Bd. 77, 1893, pag. 240, 241.

[2]) a. a. O. pag. 53.

Wir wissen ferner, dass auch an embryonalem Gewebe in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes angelegte Gallen oft in verhältnissmässig bescheidenen Deformationen bestehen und dass auch dann, wenn ihre äussere Gestalt eine gewisse morphologische Selbständigkeit in Anspruch nimmt, ihre innere Organisation recht einfach sein kann.

Die Fähigkeit des embryonalen Gewebes, hoch differenzirte Morphosen zu bilden, wird in diesen Fällen von dem Erzeuger der Morphose nach Appel's Deutung nicht ausgenützt.

Dem embryonalen Gewebe Fähigkeiten beizumessen, die nicht ausgenützt werden, deren Erkenntniss uns also verschlossen bleibt, scheint mir allzu kühn. Ich halte dafür, dass man die Fähigkeiten der Organismen nur erkennen, schildern und zu Theorien verwerthen kann, wenn sie mehr oder minder deutlich zu Tage treten. Meines Erachtens ist es keineswegs erwiesen, dass die embryonalen Gewebe in jenen Fällen, in welchen wenig differenzirte Gallen an ihnen entstanden, und unter den Umständen, welche zur Bildung der Gallen führten, die Fähigkeit, hoch organisirte Morphosen zu bilden, wirklich besessen haben; denn nicht nur von den „inneren Kräften“, die dem Plasma der embryonalen Zellen eigen sind, sondern ebenso sehr von der Art des Reizes, der auf sie ausgeübt wird, scheint mir das morphologische Resultat, die Morphose, abhängig zu sein. Wenn wir aber die Bildung wenig differenzirter, aber früh angelegter Gallen uns durch die neue Annahme, der Gallenerzeuger hätte die Eigenschaften des Substrates unbenützt gelassen, deuten und ferner das Zustandekommen spät angelegter, aber hoch organisirter Gallen durch vorherige Verwandlung des somatischen Gewebes in embryonales uns erklären wollen, damit schliesslich dem von Sachs aufgestellten Satze doch wieder zu Recht verholfen wird, — so würden wir, nach meinem Ermessen, von der Formulirung eines Dogmas nicht mehr weit entfernt sein.

Die Sachs'sche Annahme, die Appel in dem nachfolgenden Satze zum Ausdruck bringt: „Die Möglichkeit, hoch differenzirte Morphosen zu bilden, ist am grössten am Vegetationspunkt und nimmt umsomehr ab, je weiter sich die Anlagestelle der Morphose von demselben entfernt“, — scheint mir auch bei Berücksichtigung der von Appel gegebenen Modification oder Erweiterung nicht haltbar zu sein. Die einfachere oder complicirtere Organisation der Gallen kann im Allgemeinen nicht in kausalen Zusammenhang mit dem Alter, mit der embryonalen oder somatischen Beschaffenheit der inficirten Pflanzengewebe gebracht werden. —

Zum Schluss des Capitels fassen wir das Wichtigste aus seinem Inhalte nochmals kurz zusammen.

Eine Beziehung zwischen äusserer und innerer Organisation der Gallen einerseits, Ort und Zeit ihrer Anlage andererseits, lässt sich im Allgemeinen nicht erkennen. Eine Gesetzmässigkeit liegt unseres Erachtens aber darin, dass alle Gallen, die durch Flächenwachsthum zu Stande kommen, einfach organisirt sind. Eine höhere histologische wie morphologische Ausgestaltung erscheint nur denjenigen Gallen erreichbar, die durch Dickenwachsthum des inficirten Pflanzenorgans entstehen. — Natürlich darf die Art und die Richtung der Zelltheilung — ob Flächen- oder Dickenwachsthum — nicht als die Ursache betrachtet werden, deren Wirkung die mehr oder minder reiche Ausgestaltung der Gallen darstellt; wohl aber darf aus der immer wiederkehrenden Vereinigung, in der wir entwickelungsgeschichtliche und histologische Beobachtungen einander ergänzen sahen, gefolgert werden, dass die Art der Zelltheilung sowohl, wie die anatomische und morphologische Ausbildung der Galle Wirkungen der gleichen Ursache, nothwendige Folgen eines uns unbekannten Momentes sind.

II. Capitel.

Entwurf zu einer physiologischen Anatomie der Gallen (unter besonderer Berücksichtigung der Insectengallen).

Auf den nachfolgenden Blättern wollen wir versuchen, das Wichtigste von dem, was uns durch die Forschungen anderer und besonders durch eigene Beobachtungen über die Anatomie der Gallen bekannt geworden, nach physiologischen Gesichtspunkten ordnend zusammenzustellen.

Eine Betrachtungsweise dieser Art beansprucht nicht, für neu zu gelten. Lacaze-Duthiers hat bereits bei seinen genannten Studien über Gallenanatomie die Frage nach der Function der einzelnen Gewebe in den Vordergrund gestellt, ohne andererseits dieses Princip der physiologischen Anatomie consequent durchzuführen. Bei den zwei Gewebearten der Gallen, die am schärfsten charakterisirt sind, und die bei den meisten Formen sich wiederfinden lassen, erkannte er, dass ihren morphologischen Merkmalen functionelle, d. h. physiologische Bedeutung zukommt. Die aus widerstandsfähigen, stark sclerosirten Zellen bestehende Gewebeschicht nannte er couche protectrice (Schutz- oder Hartschicht der deutschen Autoren), die von ihr eingeschlossenen, eiweissreichen Zellen fasste er als couche alimentaire (Nährschicht) zusammen [1].

Damit waren für die Anatomie der Gallen ähnliche Gesichtspunkte verwerthet, wie sie später besonders durch die Arbeiten Schwendener's und Haberlandt's planvoll für die gesammte normale Pflanzenanatomie durchgeführt worden sind.

Die nähere Kenntniss der pflanzlichen Gewebe und ihrer verschiedenen Functionen hat uns die berechtigte Gewohnheit gebracht, alle Organe des Pflanzenkörpers als zweckmässige Theile desselben, als Anpassungen im Sinne de Bary's [2] zu betrachten. Die geringe Anzahl von Fällen, in welchen es wir nachgewiesenermaassen mit functionslosen Zellen oder Geweben zu thun haben, widerspricht durchaus nicht unserer Auffassung, jedes Organ der Pflanze a priori als Träger irgend einer dem ganzen Organismus nutzbringenden Function zu betrachten. Der Pflanzenkörper macht in seiner Organbildung im Allgemeinen keine Kraftanstrengungen, die nicht mittel- oder unmittelbar dem Organismus irgend welchen Vortheil eintrügen. Oft wird dieser „Vortheil“ erst auf Umwegen gewonnen, z. B. bei den Blüthennektarien, deren Anziehungskraft auf Insecten erst durch die von letzteren besorgte Narbenbefruchtung für die Pflanze bedeutungsvoll wird, bei den isolirten, pollenähnlichen Zellen in den Blüthen mancher Orchideen, die als Lockspeise die blüthenbesuchenden Insecten bis zu dem der Befruchtung harrenden Geschlechtsapparat hinleiten, ferner bei den extranuptialen Honigdrüsen, deren Excrete bestimmte Ameisen beköstigen und die letzteren zur Vertheidigung und Beschützung der nektarliefernden Pflanze gegen andere, blattzerstörende Ameisen veranlassen.

---

[1] Lacaze-Duthiers, a. a. O. pag. 292 ff.

[2] „Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane“ pag. 26.

Wie wird nun die Frage nach der Function und der Zweckmässigkeit bestimmter Zellen oder Gewebe, die sich beim Studium der normalen Anatomie als so fruchtbar erwiesen hat, bei der Anatomie der anormalen Gewebe zu beantworten sein?

Abweichenden anatomischen Befund lassen beispielsweise die verwundeten Pflanzenorgane oft erkennen. Der Wundkork, die Thyllen in den Gefässen verwundeten Holzes, die Verharzung von Baumwunden u. s. w. sind Bildungen, die einerseits als anormal bezeichnet, andererseits als in hohem Grade zweckmässig ohne Weiteres erkannt werden können. Bei ihnen ist — teleologisch gesprochen — die Heilung des beigebrachten Schadens, die Erhaltung des Organismus das Ziel der Organbildung.

Haben wir aber ein Recht, diese Bildungen — Wundkork, Füllzellen u. s. w. — als pathologische zu bezeichnen? — Diese Frage ist zum Theil eine Definitionsfrage, ihre Antwort wird davon abhängen, wie eng oder wie weit wir den Begriff des „Kranken“ fassen wollen. Nach der von Hartig [1]) gegebenen Begriffsumgrenzung lassen sich alle Erscheinungen, „welche die Pflanze oder einen, wenn auch noch so kleinen Theil derselben zu vorzeitigem Absterben bringen“, als „Krankheitserscheinungen“ auffassen. Nun geht zwar bei der Vernarbung von Wunden kein Gewebe oder Gewebetheil zu Grunde; will man aber den Nachdruck darauf legen, dass Wundkork u. s. w. erst entstehen, nachdem ein grösserer oder kleinerer Zellencomplex zerstört worden ist, so liessen sich Bildungen der genannten Art vielleicht als pathologische deuten.

Gegen eine solche Auffassung scheint mir nun die Zweckmässigkeit der erwähnten abnormen Gewebe energisch zu protestiren.

---

[1]) „Lehrbuch der Baumkrankheiten“ II. Aufl. pag. 6.

Wundkorkbildung ist, eben weil sie Zweckmässiges entstehen lässt, keine „krankhafte“ Erscheinung, sondern ein Heilungsprocess. Dass alles Kranke nichts Zweckmässiges, dass alles Zweckmässige aber „gesund“ ist, braucht wohl nicht erst besonders bewiesen zu werden, denn der Satz enthält eigentlich nicht mehr als eine identische Gleichung.

Nach meiner Ansicht sind Gewebe, welche für den sie erzeugenden Organismus zweckmässig sind, zum mindesten alle diejenigen, deren Zweckmässigkeit sich nicht verkennen lässt, nicht als pathologische Bildungen anzusprechen. Die Prolificationen, die der Thallus der Meeresalgen und der Lebermoose nach Verletzung entstehen lässt, sind Ersatzbildungen, sind zweckmässig und daher keine pathologischen Gebilde. Wundkork und ähnliche zweckmässig functionirende Gewebe erheischen ihre Besprechung in der Lehre von der anormalen, nicht der pathologischen Anatomie. Die Begriffe abnorm und pathologisch sind weder identisch noch unlösbar mit einander verkettet.

Wie sich hiernach von selbst ergibt, sind nur diejenigen Zellen und Gewebe Gegenstand der pathologischen Anatomie, die durch äussere Einflüsse verhindert werden, sich in einer für den Gesammtorganismus zweckmässigen Weise auszubilden, oder welchen durch ähnliche Einflüsse ihre Fähigkeit, zweckmässig zu functioniren, ganz oder theilweise abhanden kommt, oder welchen die Tendenz, zu zweckmässig functionirenden Gliedern des Pflanzenkörpers sich ausauszubilden, von vornherein fehlt[1]. Solche Gewebe sind abnorm und pathologisch, weil unzweckmässig[2]. Zu ihnen rechne ich vor allem die Gallen.

Nach allem, was uns bisher über die Gallen bekannt ist, entstehen mit ihnen Gewebe, die der Pflanze keinen Vortheil (directer oder indirecter Art) zu sichern vermögen. Schon diese negative Eigenschaft würde die Gallen hinreichend als pathologische Bildungen im angeführten Sinne charakterisiren, da ihre Entstehung einen grossen Kraftaufwand für die Mutterpflanze bedeutet und diese ein grösseres oder geringeres Quantum von Baustoffen hingeben muss, ohne dafür entschädigt zu werden. Ferner finden wir aber auch positive Beweise genug, dass die Gallenthiere der Mutterpflanze nur Gefahr und Schaden statt Nutzen bringen. Ich erinnere nur an die Gefahren der Reblauskrankheit, an die vielen Triebspitzengallen (Acrocecidien), welche der Entwickelung ganzer Sprosse ein Ende machen. Sehr auffällig ist ferner die Erscheinung, dass die gallentragenden Blätter sich vorzeitig verfärben oder wenigstens in unmittelbarer Nähe der Galle absterben. Jedenfalls ist also kein Mangel an Fällen, in welchen die inficirte Pflanze oder Theile von ihr vorzeitig unter der Einwirkung des Gallenthieres zu Grunde gehen müssen.

---

[1] Welcher von den drei genannten Fällen im Einzelnen gerade vorliegt, wird sich nicht immer leicht entscheiden lassen.

[2] Ueber den Krankheitsbegriff (vergl. auch Sorauer, „Handbuch der Pflanzenkrankheiten“ I. Aufl. 1874 pag. 56): „Als eine Krankheit werden wir daher jede Störung des Organismus betrachten müssen, welche das Endziel seiner Arbeit, die Erfüllung seines Zweckes, benachtheiligt“.

Wenn wir oben sagten, dass die Gewebe der Gallen nichts für die Pflanze leisten, so ist erst die Hälfte zu ihrer Charakteristik gesagt. Auch die Gallen — und besonders die complicirten Cynipidengallen — sind in hohem Grade zweckmässig, aber das Zweckmässigkeitsziel liegt nunmehr ausserhalb der Pflanze: der gallenerzeugende Organismus, der Pilz, das Insect u. s. w. zieht den Nutzen aus den für ihn zweckmässig functionirenden Geweben der Galle.

Gleichviel welcher Definition des Gallenbegriffes wir uns anschliessen, stets werden wir Formen begegnen, bei welchen Zweifel an ihrer Gallennatur sich einstellen. Galle und „Nichtgalle“ sind keine scharf umgrenzten Reiche: von den Nichtgallen zu den Gallen führen zahlreiche Uebergangsformen, die aller Definitionskunst spotten. Nicht schärfer ist die Grenze, welche sich zwischen den „abnormen“, aber für den Gesammtorganismus zweckmässig functionirenden Geweben (Wundkork u. s. w.) und den „pathologischen“ Bildungen, welche dem sie erzeugenden Pflanzenorganismus Ausgaben verursachen, ohne ihn für diese zu entschädigen — den Gallen —, ziehen lässt. Auch hier gibt es Uebergänge genug, welche die scheinbar so verschiedenen Formengruppen einander nähern.

Belegmaterial hierfür liefern uns die Gallen mit wenig complicirter Ausgestaltung, z. B. viele Pilzgallen. Wakker u. a.[1]) haben über ihre anatomische Struktur zahlreiche interessante Einzelheiten veröffentlicht. Die Veränderungen, die durch Pilze im Gewebe der

---

[1]) Wakker, „Untersuchungen über den Einfluss parasitischer Pilze auf ihre Nährpflanze; Versuch einer pathologischen Anatomie der Pflanzen“. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd XXIV pag. 499. — Peglion, „Studio anatomico di alcune ipertrofie indotte dal Cystopus candidus“. Riv. patol. veget. Bd. I, 1892 pag. 265. — Fentzling, „Untersuchungen der Veränderungen, welche bei einigen Pflanzen durch Rostpilze hervorgerufen werden“. Dissert., Göttingen 1892. — Molliard, „Cecidies florales“, Ann. d. Sc. Nat. Botanique, Série VIII, T. I 1895 pag. 67.

Wirthspflanze hervorgerufen werden, sind zum grossen Theil negativer Natur: Collenchym- und Sclerenchymbildung unterbleibt, Chlorophyll wird meist nicht entwickelt, Cambium und Gefässe bleiben oft unvollkommen. Wichtiger für uns ist die Anhäufung von transitorischer Stärke, die in den pilzdurchwucherten Geweben regelmässig erfolgt, und durch welche der Organismus der Wirthspflanze dem Gedeihen des Gastes Vorschub leistet. Hier ist schon der erste Schritt gethan, um pathologische, für den fremden Organismus vortheilhafte Gewebe anzulegen. Andererseits sehen wir in diesem Falle noch klar ein, dass — teleologisch gesprochen — bei der Bildung dieser stärkereichen Gewebe seitens der Wirthspflanze eine für diese selbst vortheilhafte Gewebebildung wenigstens angestrebt wird, da durch sie eine Kräftigung der inficirten Theile, eine Heilung etwaiger Wunden, Regeneration etwaiger Verluste eingeleitet werden soll, in Wirklichkeit aber — so zu sagen unfreiwillig — der inficirte Organismus dem andern zu Hilfe kommt.

Wird keine Zweckmässigkeit für die Wirthspflanze erreicht, so wird zum Mindesten eine solche angestrebt.

Ungezählte Uebergangsformen verbinden die schlichten Gallenformen der genannten Art mit den complicirten Produkten der Cynipiden, bei welchen den Bedürfnissen des Gastes mit raffinirter Peinlichkeit Rechnung getragen wird, und deren Einrichtungen für die Wohlfahrt des inficirten Pflanzenorganismus offenbar nichts mehr beitragen.

Unter den Pilzgallen sind hoch organisirte Formen dieser Art selten. Das interessanteste Beispiel ist vielleicht die von Solms-Laubach auf Polygonum chinense in Java beobachtete Galle des Ustilago Treubii[1]), durch welchen gewisse Gewebe der Wirthspflanze zu capillitiumähnlichem Geflecht umgeformt werden, welches die Sporenausstreuung unterstützt. Eine derartige „Umprägung“ gewisser Gewebe der Wirthspflanze zu einem „Organ“ des Parasiten ist für Pilzgallen nur von diesem einzigen Falle her bekannt. Um so häufiger ist sie bei den Zoocecidien, bei deren Ausbildung „der ganze Mechanismus in der Weise abläuft, dass es den Anschein hat, als ob die afficirte Pflanze von dem Gallenerzeuger dazu geknechtet würde, ein Gebilde nach seinem Willen zu schaffen“ [2]).

Die Mittheilungen der nachfolgenden Seiten sollen mit den anatomischen Charakteren der Thiergallen — und besonders der von In-

---

1) Solms-Laubach, „Ustilago Treubii“, Ann. d. Jard. Bot. d. Buitenzorg Bd. VI. pag. 79.

2) Herbst, a. a. O. pag. 850.

sekten erzeugten — etwas eingehender bekannt machen. Wir wollen mit ihnen den Entwurf zu einer physiologischen Anatomie der Gallen zu geben versuchen. Wir wollen uns dabei so eng wie möglich an Haberlandt's[1]) bekanntes Handbuch anschliessen, freilich werden wir in der Anordnung des Stoffes gelegentlich von ihm abweichen müssen.[2])

A. Das Hautsystem.

Diejenigen Gewebe eines Organes, welchen vorzugsweise die Aufgabe zufällt, die tiefer liegenden Zelllagen vor nachtheiligen, äusseren Einflüssen, vor mechanischen Eingriffen, vor allzu starker Transpiration u. s. w. zu schützen, fasst die physiologische Anatomie als Hautsystem zusammen[3]). Bei seiner Besprechung wird vor allem an die Epidermis zu denken sein. Obschon diese den verschiedensten Functionen dienstbar werden kann, ist die Function des Hautsystems doch ihre wichtigste, weil verbreitetste. Die verschiedenen anatomischen Charaktere der Gallenepidermis, soweit sie als Hautgewebe functionirt, werden wir daher in erster Linie zu berücksichtigen haben.

Den Korkgeweben, welche bei den Stammorganen der höheren Pflanzen eine grosse Rolle spielen, können wir für die Anatomie der Gallen keine grosse Bedeutung zuerkennen. Die verhältnissmässig kurze Lebensdauer der Gallen erklärt diesen Mangel schon zur Genüge.

Wir werden ferner mit denjenigen Anhangsgebilden der Epidermis uns zu beschäftigen haben, deren Function denjenigen des Hautgewebes entspricht. Haarformen, die in den Dienst der Stoffspeicherung gestellt sind, oder mechanischen Zwecken zu dienen haben, werden wir in den betreffenden späteren Capiteln bei Besprechung des Speichersystems und des mechanischen Systems zu erwähnen haben.

1. Epidermis.

Da wir das allgemein Gültige, was die als Hautgewebe fungirende Epidermis physiologisch-anatomisch kennzeichnet, hier nicht im Auszug wieder zu geben haben, sondern nur das, was die Gallenepidermis als Theil dieser pathologischen

---

[1]) Alle späteren Citate beziehen sich auf die zweite Auflage der „Physiologischen Pflanzenanatomie“ (Leipzig 1896).

[2]) Dass wir mit unserem „Entwurf“ über einen Versuch und eine sog. „vorläufige Mittheilung“ nicht hinauskommen können, liegt vor allem in der mangelhaften Kenntniss der ausländischen Gallen begründet. Gerade unter den tropischen Gallenformen scheinen die complicirtesten zu suchen zu sein, soweit meine Bekanntschaft mit einer Reihe ausländischer Gallen allgemeine Schlüsse zu ziehen gestattet. Auch was den Reichthum und die Formenmannigfaltigkeit betrifft, scheinen den Schilderungen weit gereister Forscher zufolge die Tropen (Californien, Australien u. s. w.), die Vegetationsreiche der gemässigten Zone in Schatten zu stellen. — Die grosse Zahl der immergrünen tropischen Gewächse wird den Reichthum der Tropen an Gallen mitbegründen und erklären helfen. Auch bei uns werden bekanntlich die perennirenden Gewächse ungleich mehr als die einjährigen von gallenerzeugenden Thieren heimgesucht.

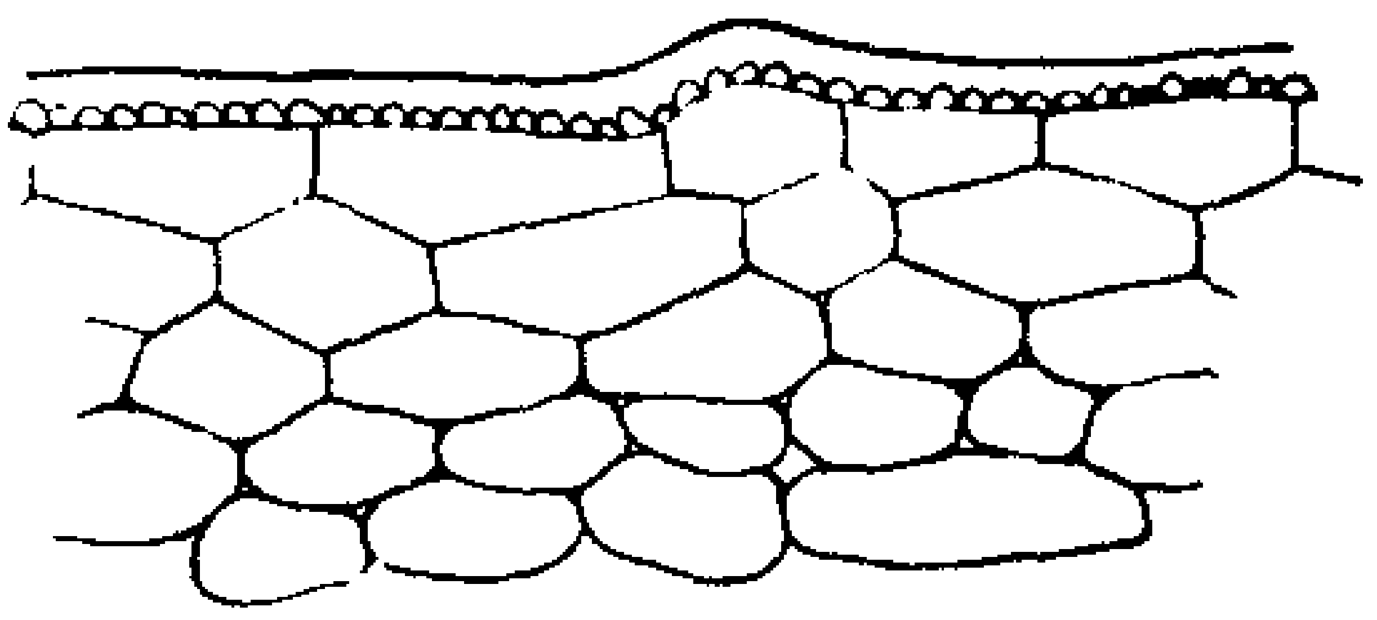
[3]) Haberlandt a. a. O. pag. 92.

Gewebewucherungen charakterisirt und sie für die eigenthümlichen Aufgaben und Zwecke der Gallen als geeignet erscheinen lässt, erörtern wollen, müssen wir uns *zunächst einen wichtigen entwickelungsgeschichtlichen Unterschied in Erinnerung* bringen, der die Epidermisgewebe der Gallen in zwei wohlgeschiedene Gruppen bringt.

Ueber die von Lacaze-Duthiers und die von Küstenmacher vorgeschlagene Eintheilung der Gallen in galles externes und internes bezw. freie und umschlossene Gallen habe ich oben schon kurz berichtet. Beide Male liegt der *Eintheilung eben jener wichtige entwickelungsgeschichtliche Unterschied* zu Grunde, von welchem wir vorhin sprachen. Die Epidermis der umschlossenen Gallen ist ein Abkömmling des normalen Dermatogens, die Epidermis der freien Gallen ist ein Produkt des *meristemähnlichen Gewebes, das wir seit* Beyerinck als Gallplastem bezeichnen.

Aus dem ersten Capitel wird erinnerlich sein, dass die Epidermis im Allgemeinen durch den *gallenerzeugenden Reiz nicht zu weitgehenden Veränderungen* angeregt wird, dass die meisten galles internes Wucherungen und Modificationen des Mesophylls bezw. der Rinde, des Markes u. s. w. darstellen, die von den nahezu unveränderten Epidermen umspannt werden. Es lässt sich hiernach schon vermuthen, dass ihr Hautgewebe keine Charaktere aufweisen wird, die zu besonderer Besprechung nöthigten. Die Epidermiszellen dieser Gallen unterscheiden sich meist nur durch ihren Umfang und oft durch schwächere Cuticula von den normalen.

Die wichtigste Veränderung der Epidermis ist bei den galles internes die Haarbildung, auf die wir später noch zu sprechen kommen werden[1]).



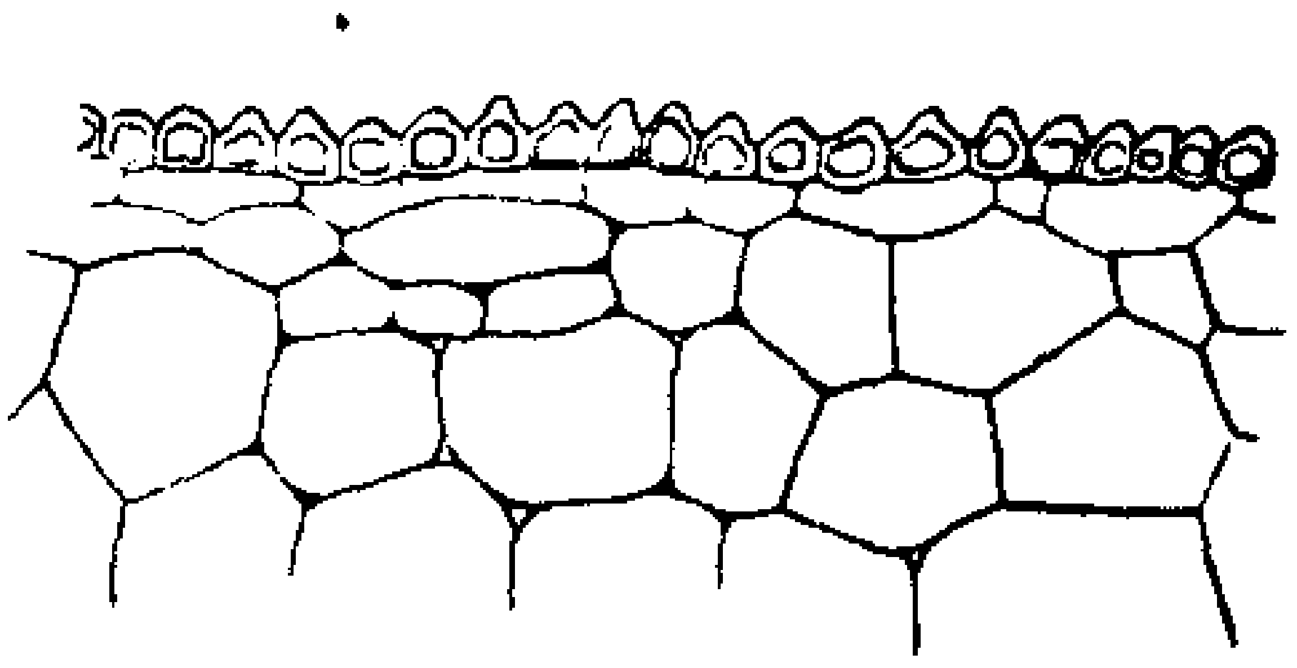


Fig. 9. Epidermis der von Nematus gallarum erzeugten Weidengalle.
Fig. 10. Epidermis der Galle von Andricus quadrilineatus.

Die Epidermis der galles externes zeigt grosse Mannigfaltigkeit. Durch starke Cuticularisirung und Membranverdickungen wird die Galle oft gleichzeitig vor allzu starkem Wasserverlust und vor Verletzungen geschützt Fig. 9 zeigt die Epidermis einer Nematusgalle. Die einzelnen Zellen sind klein, ihre Aussenwände verdickt und und stark cuticularisirt. Die nächstfolgende Abbildung (Fig. 10) veranschaulicht die Epidermis der von Andricus quadrilineatus erzeugten Galle. Die Epidermiszellen sind papillös vorgestülpt, ihre Aussenwände stark verdickt. Noch auffälliger in ihrem Bau ist die Epidermis einer Cynipidengalle von Quercus Wislizeni, die in Californien häufig zu sein scheint[2]). Die Galle, deren Erzeuger mir bisher nicht bekannt geworden ist, fällt durch ihre rothe Farbe und ihre morgenstern-

---

1) Es sind mir bisher keine umschlossenen Gallen bekannt geworden, bei deren Bildung beispielsweise aus normal einschichtiger Epidermis eine mehrschichtige, als Hautgewebe functionirende Epidermis geworden wäre.

2) Proben von dieser und anderen californischen Gallenformen verdanke ich der Güte des Herrn Dr. Behr.

artige Form auf. Der rundliche Körper, den etwa zehn bis fünfzehn spitze Stacheln umstarren, misst nur wenige Millimeter im Durchmesser und enthält eine von reich modificirtem Gewebe umschlossene Larvenkammer. Die einzelnen Zellen sind ziemlich gross, ihre Aussen- und Seitenwände stark verdickt und zwar derart, dass das Zelllumen nach oben kegelförmig zugespitzt erscheint (vergl. Fig. 15).

Man könnte sich vielleicht die Frage vorlegen, ob nicht für die Gallen ein kräftig entwickeltes Hautgewebe insofern von besonderer Bedeutung sein müsste, als durch dieses den Parasiten und Inquilinen der Eintritt in die Gallengewebe erschwert würde. Die anatomische Beschaffenheit der meisten Gallenepidermen lässt jedoch annehmen, dass diese zum Schutz gegen ungebetene Gäste nicht ausreichen, und dass die widerstandsfähige Gewebeschicht erst in tieferen Lagen zu suchen ist. Gleichwohl macht die Epidermis der letztbeschriebenen Gallenart es wahrscheinlich, dass gelegentlich auch das Hautgewebe der Gallen bereits wirksamen Schutz gegen fremde Insekten gewähren kann.

Eines besonderen Schutzes gegen allzu starke Transpiration werden offenbar diejenigen Gallen bedürfen, die zu einer bestimmten Zeit sich von der Mutterpflanze ablösen und fern von dieser auf dem Erdboden ihre weiteren Entwickelungsstadien durchmachen müssen. So lange die Gallen noch an ihrer Entstehungsstelle, an dem gallentragenden Pflanzenorgan festhaften, kann von diesem ihr Wasserverlust wieder gedeckt werden. Sobald die Ablösung erfolgt ist, oder nach dem Tode des gallentragenden Pflanzentheiles wird die Herabsetzung der Transpiration doppelt nothwendig werden. Die Gallen, welche von der Mutterpflanze sich ablösen, oder dieses überleben — ich erinnere an die verschiedenen Linsengallen der Eiche, an die Nematusgallen der Weiden —, sind in der That durch ein zweckmässig gebautes Hautsystem in Stand gesetzt, auch trockene Perioden zu überdauern, während Gallen, wie die von Dryophanta folii erzeugten und viele andere auf die ununterbrochene Wasserzufuhr seitens des gallentragenden Pflanzenorgans angewiesen sind, und abgelöst von diesem sofort zu welken beginnen.

Die Epidermiszellen der Gallen führen oft farbigen Gerbstoff. Wie wir aus Küstenmacher's Untersuchungen wissen, enthalten die äusseren Gewebeschichten der Gallen reichliche Mengen dieses Stoffes und zwar von innen nach aussen in steigender Reichlichkeit.

Bei vielen „freien Gallen“ und auch bei manchen „umschlossenen“ sind die obersten bezw. äussersten Gewebelagen bereits zum „mechanischen Gewebe“ geschlagen. Bei Gallen dieser Art wird demnach von einem wohl charakterisirten Hautgewebe nicht die Rede sein können.

2. Kork.

Kork als Hautgewebe gehört bei den Gallen meines Wissens zu den Seltenheiten. Verhältnissmässig üppig finden wir ihn an der Galle von Neuroterus numismatis entwickelt, deren charakteristische Form in Fig. 17 *B* veranschaulicht wird. Die Galle wird an ihrem Rande durch dichten, seidenähnlichen Haarbelag geschützt, auf dem mittelsten haarfreien Theil der Oberseite übernimmt mehrschichtiger, zartwandiger Kork dieselbe Function, der am Rand der Galle durch den Haarbelag Genüge geschieht1).

---

1) Abbildungen des Korkgewebes siehe Küstenmacher a. a. O. Tab. IX, Fig. 32. — Fockeu, „Contribution à l'histoire des Galles“, Lille 1889, pag. 50.

Borkenbildung ist bisher nur für wenige Gallen (Aptera- und Radicisgalle[1]) bekannt geworden.

3. Trichome.

Im vorliegenden Abschnitt werden wir uns mit denjenigen Haaren zu beschäftigen haben, die durch ihre Function die Zugehörigkeit zum Hautsystem beweisen. Diejenigen Trichome, welche mechanische Functionen haben, die als Speicherorgane dienen, für Durchlüftung zu sorgen haben u. s. w., bleiben für spätere Capitel vorbehalten.

Wir sagten bereits, dass in der Bildung von Trichomen oft die auffälligste Wirkung des gallenerzeugenden Reizes auf die Epidermis der inficirten Pflanzenorgane beruht. Die normale Behaarung kehrt auf den Gallen nicht selten in verstärktem Maasse wieder, — ich nenne als Beispiel die Galle von Nematus bellus (an Weidenblättern), die Sprossgipfeldeformationen an Thymus, Veronica u. s. w.

Auch freie Gallen mit eigener Epidermis tragen oft ein dichtes Haarkleid, das einen wirksamen Schutz gegen allzu hohe Transpiration darstellt, so z B. die Gallen von Neuroterus lanuginosus und Hormomyia piligera, die mit zweiarmigen Haaren ausgestattete Galle des Neuroterus numismatis und die durch Sternhaare gekennzeichnete des N. lenticularis. — In allen genannten Fällen handelt es sich um spitze, starkwandige, einzellige Haare — bei den Sternhaaren um einzellige Componenten.

Als Erinea oder Filzgallen werden verschiedene Missbildungen zusammengefasst, deren Trichome — wenn wir physiologische Gesichtspunkte als massgebend betrachten — durchaus verschiedenartige Gebilde darstellen. Einen dichten Belag von Haaren, welchen lediglich die Functionen des Hautgewebes zuzuschreiben sind, finden wir beispielsweise beim Erineum Juglandis. Ihm vergleichbar ist die interessante Filzgalle von Aextoxicon punctatum, dessen Schildhaare unter der Einwirkung von Gallmilben vermehrt werden und in dichten, polsterförmigen Rasen beisammen stehen[2]).

Filzgallen, wie die des Weinstocks oder der Linde, deren schlauchförmige einzellige Haare einen seidenartig glänzenden Belag auf der inficirten Blattunterseite bilden, vertreten einen anderen Typus. Ihr deutlicher, wenn auch geringer Gehalt an Stärke und anderen Nährstoffen lässt zwar nicht zweifeln, dass sie auch als Speicherzellen dienen. Ich ziehe gleichwohl vor, sie an dieser Stelle bereits

---

1) **Beyerinck**, „Beobachtungen“ pag. 64.

2) Herr Dr. **Neger** hatte die Freundlichkeit, mir Material von dieser eigenthümlichen Galle aus seinen chilenischen Sammlungen zur Verfügung zu stellen. Ausser dem bereits Mitgetheilten interessirt uns an ihr, dass auch die Blatt**oberseite** von dem gallenerzeugenden Reiz merklich afficirt wird. An den nämlichen Stellen, welche blattunterseits von grösseren oder kleineren, halbkugelförmigen Rasen bedeckt sind, nimmt man oben bräunliche Flecken wahr, die unter dem Mikroskop als ähnliche, aber flache Schildhaarzonen zu erkennen sind. Ich glaube hierin einen besonders drastischen Beweis für die von **Appel** ausgesprochene Auffassung zu finden, nach welcher jeder Erineumrasen in seiner Gesammtheit als einheitliches Reizfeld und zusammengehörige Galle zu deuten ist. (**Appel** a. a. O. pag. 41.)

zu nennen. Der dichte Haarbesatz wirkt meines Erachtens vor allem als schützende Decke für die gallenerzeugenden Phytopten. Bringt man mikroskopische Präparate eines solchen Erineum auf dem Objectträger in einen Tropfen Wasser, so wird zwischen den Haaren so viel Luft capillar festgehalten, dass die Untersuchung sehr erschwert wird. Vielleicht liegt in diesem Schutze, den auch in der Natur die Haare dieser Art den Gallenthieren bringen werden, ihre wesentlichste Bedeutung.

Auch manche andere Erineen, die ich hier ungenannt lasse, wirken ähnlich als schützende Decke, doch glaube ich besser zu thun, wenn ich ihre Besprechung für spätere Gelegenheit mir vorbehalte.

Der Eingang von Beutelgallen, wie der auf vielen unserer einheimischen Waldbäume häufigen Cephaloneongallen, ist meist durch Trichome verschlossen, die ebenfalls in diesem Zusammenhang besprochen werden können. Aehnlich wie die Haare in Blumenkronenröhren[1]) verwehren sie „ungebetenen Gästen" den Zutritt zum Galleninnern, ausserdem erschweren sie den Luftaustausch zwischen innen und aussen, so dass die Transpiration für die innere Gallenwand herabgesetzt wird. In dieser Beziehung lassen sie sich mit den Haaren der Rollblätter von Empetrum u. a. vergleichen, welche den Spalt zwischen den beiden Blatträndern verengern helfen[2]).

B. Das Durchlüftungssystem.

„*Das Durchlüftungssystem besteht in der Regel bloss aus lufterfüllten Intercellularräumen*, welche ein zusammenhängendes System bilden und ihrer Function entsprechend alle übrigen Gewebe, die auf einen Gaswechsel der Athmung oder specieller *Aufgaben* halber Anspruch erheben, durchziehen und durchdringen. Dazu kommen dann die mannigfach gestalteten Ausgangsöffnungen des Systems, die Pneumathoden; . . . . wenn es sich um die Ausbildung grösserer Luftreservoire handelt, wird die Herstellung intercellularer Durchlüftungsräume zur alleinigen Aufgabe oder wenigstens zur Hauptfunction einer ganz bestimmten Gewebeart, die man als Durchlüftungsgewebe oder Aërenchym bezeichnen kann"[3]).

a) Ueber die Pneumathoden der Gallen hat Küstenmacher[4]) eine Reihe von Beobachtungen zusammengestellt, auf die ich mehrfach zu verweisen haben werde.

Umschlossene Gallen, welche die Epidermis unverändert oder nahezu unverändert von der Mutterpflanze übernehmen, zeigen auch hinsichtlich der Spaltöffnungen nichts Bemerkenswerthes. Bei vielen Pilzgallen, bei den Pocken u. s w. gleichen die Spaltöffnungen der Gallen den normalen, — wir dürfen daher ohne Weiteres uns den freien Gallen zuwenden, deren abweichende Struktur hinsichtlich der Epidermis auch ähnliche Befunde betreffs der Spaltöffnungen erwarten lässt.

Wichtig erscheint vor allem, dass bei zahlreichen Gallen die Spaltöffnungen ihr Schliessvermögen verlieren und zu Luftspalten werden, welche permanent geöffnet bleiben. An den Gallen von Dryophanta folii, Dr. divisa, Dr. longiventris u. a. konnte Küstenmacher feststellen, dass die mit den Spitzen an

---

1) Beispiele siehe in Kerner, „Pflanzenleben" Bd. II pag. 239.

2) Solereder, „Systematische Anatomie der Dicotyledonen" pag. 900.

3) Haberlandt, a. a. O. pag. 376.

4) a. a. O. pag. 181.

einander stossenden Schliesszellen an den Berührungswänden getüpfelt werden, „die Wände werden resorbirt, und so erscheinen die beiden Schliesszellen später als Ringzelle, welche weniger zum Schluss als vielmehr zur Aussteifung des Luftweges dient“.

Aehnliche, dauernd geöffnete Pneumathoden finden sich nicht nur an den von Küstenmacher genannten Cynipidengallen, sondern auch an den weit einfacher gebauten Gallen der Nematuswespen und vermuthlich auch an freien Gallen anderer Art. Zweifellos hängt diese Pneumathodenform mit dem Luftbedürfniss der Gallen aufs engste zusammen. Wenigstens bei denjenigen Gallen, die im Gegensatz zu den Beutelgallen eine allseits geschlossene Larvenkammer enthalten, muss für möglichst schnelle und gründliche Durchlüftung der Galle Sorge getragen werden, damit sowohl die Gewebe der letzteren, als auch besonders die Bewohner der Galle hinreichend mit Luft versehen werden. — In jedem Falle ist die Luftversorgung zum Zwecke der Athmung die Hauptsache, da die Assimilationsthätigkeit der Gallengewebe im Allgemeinen eine sehr geringe ist. — Wir werden hierüber später noch eingehendere Mittheilungen zu machen haben.

Eine weitere häufige Erscheinung ist, dass die Pneumathoden auf kleinen Gewebesockeln liegen. Mit den auf schlanken, hohlen Gewebesäulen liegenden Spaltöffnungen der Burseraceen[1]), Cucurbitaceen u. a. dürfen sie freilich nicht verglichen werden. Es handelt sich bei ihnen vielmehr nur um Entwickelung eines lockeren Gewebecomplexes unterhalb der Luftspalten, durch welche die letzteren etwas gehoben werden. An verschiedenen Eichen- und Weidengallen sind diese Protuberanzen deutlich wahrzunehmen. Sie machen gleichzeitig eine bequeme Zählung der Gallenpneumathoden möglich. Verglichen mit Blättern oder Stengeln scheinen die Gallen relativ pneumathodenarme Organe zu sein

Die Luftspalten sind übrigens nicht die einzigen Pneumathoden der Gallen. Auch Lenticellen treten gelegentlich auf. An verschiedenen Nematusgallen der Weiden sind sie meist sehr deutlich. Die Luftspalten gehen nebst den anliegenden Theilen der Epidermis bald zu Grunde, und unter ihnen entwickeln sich grosse rundliche Lenticellen, die den Gallen zuweilen ein recht charakteristisches Aussehen geben. Besonders gross und zahlreich sind die Lenticellen der Gallen von Nematus gallarum an Salix grandifolia. — An dem Theil der Galle, welcher der Oberseite des Blattes angehört, liegen meist ein oder zwei besonders grosse Lenticellen (Nematus bellus).

Bei längerem Aufenthalt in feuchter Luft entwickeln die Lenticellen umfangreiche Aërenchymwucherungen, über deren Entstehungsbedingungen ich das von Tubeuf[2]) Gesagte bestätigen kann.

Küstenmacher hat bei verschiedenen Gallen Lücken in der Epidermis gefunden, die er als Kohlensäurespalten bezeichnet. „Die Kohlensäurespalten sind einfach aus einander getretene Epidermiszellen, zwischen welchen der Intercellularraum nach aussen mündet. Sie haben meist ein geringes Lumen und liegen an Punkten, wo mehrere Zellen mit den Ecken zusammenstossen. Die obere Oeffnung ist meist dreieckig.

---

[1]) Solereder, a. a. O. pag. 217.

[2]) Tubeuf, „Ueber Lenticellenwucherungen u. s. w.“, Forstl.-Naturwiss. Zeitschr. 1898, pag. 405.

„Ich habe sie Kohlensäurespalten genannt, weil ich sie mir durch inneren Druck in einem von anderen Luftwegen zu weit entfernten Intercellularraum durch frei gewordene Kohlensäure entstanden denke".[1] — Ich begnüge mich mit diesem Citat, da ich mich eines eigenen Urtheils über die Kohlensäurespalten enthalten muss.

Auch Poren in den Membranen können unter Umständen Pneumathodenfunction haben. Nach Küstenmacher gestatten die Poren der äussersten Wurzelschicht, welche bei gewissen Gallen nach Beseitigung der äussersten Zellschicht die Epidermis ersetzt, den Luftaustausch.

„Die Siebhaare der Cecidomyia Galii, das normale Büschelhaar von Hieracium und die Haare der Ferrugineagalle sind — nach Küstenmacher — Organe, welche die Luft in das Innere der Zellen bringen können".[2]

b) Im Allgemeinen sind die Gewebe der Gallen sehr locker gebaut, also reich an Intercellularräumen, deren Luftgehalt bei der mikroskopischen Untersuchung häufig störend wirkt. Der lockeren Gewebe unter den Luftspalten mancher Gallen geschah bereits Erwähnung.

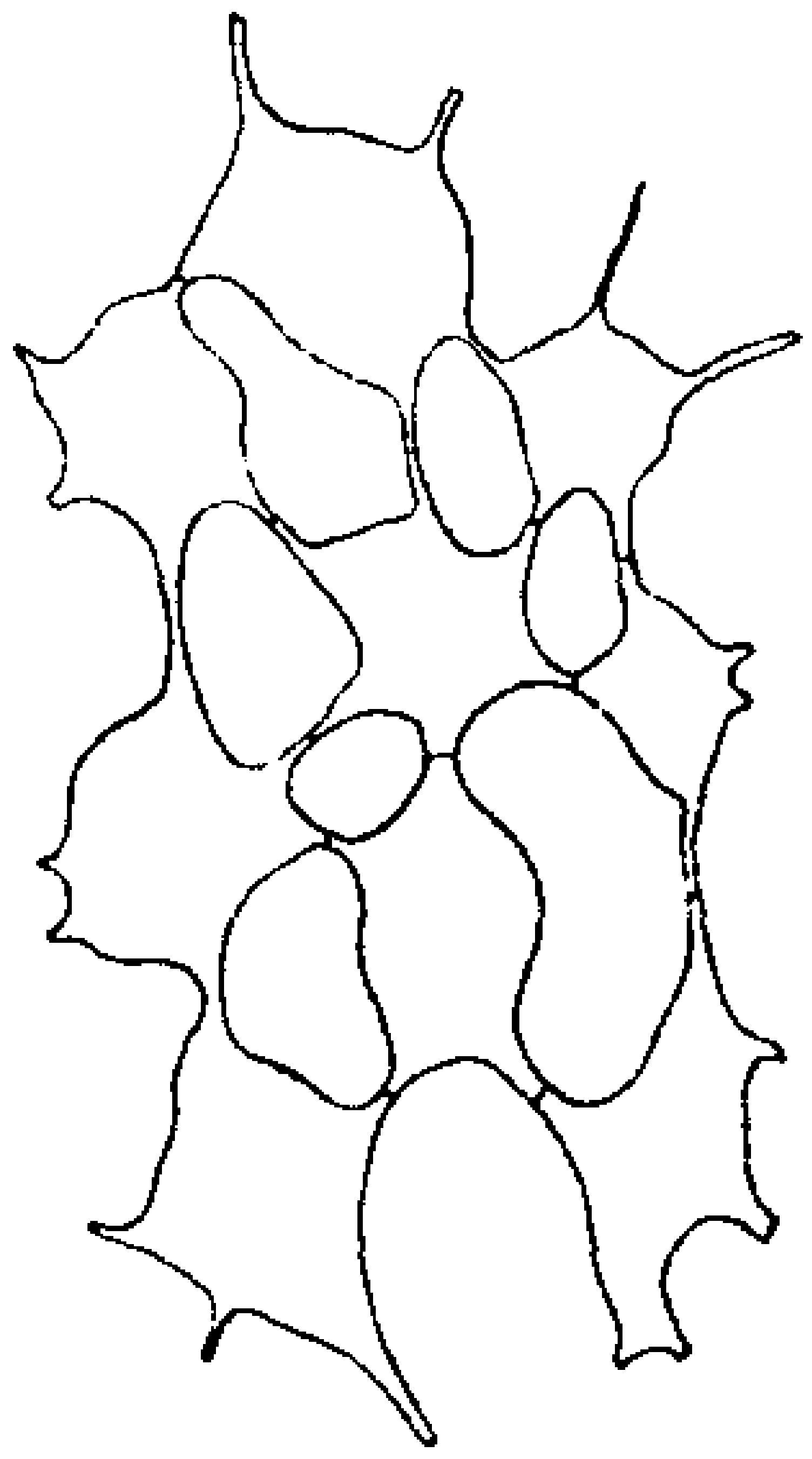


Fig. 11. Einige Zellen aus dem „Durchlüftungsgewebe" der Kollarigalle.

Typische Durchlüftungsgewebe, deren Hauptfunction die eines Luftreservoirs ist, sind aber — wenigstens bei den bisher untersuchten Gallen — ziemlich selten. Als Beispiele mögen die folgenden wenigen Fälle genügen.

Die Galle von Aulax Hieracii lässt auf dem Querschnitt weisse Flecken erkennen, die uns auf das Vorhandensein meridional verlaufender Gewebestreifen aufmerksam machen, die wir als typische Luftreservoire oder Durchlüftungsgewebe ansprechen können.

Die Gallen von Andricus quadrilineatus, die durch weisse, oberflächliche Leisten gekennzeichnet werden, besitzen in diesen ebenfalls typische Durchlüftungsgewebe. Die besagten Streifen bezeichnen den Verlauf der Gefässbündel.

Die Form der einzelnen Zellen zeigt in beiden Fällen nichts besonderes: es handelt sich bei ihnen um zartwandige, isodiametrische Parenchymzellen, deren Gestalt keine besondere Anpassung an die Function erkennen lässt. Doch kennt auch die Gallenanatomie Analoga für jene normal angelegten Durchlüftungsgewebe, bei welchen durch die Form der Zellen schon ihre Function angedeutet wird[3].

Bei vielen Cynipidengallen sind die äussersten Gewebelagen (abgesehen von der Epidermis) als Durchlüftungsgewebe ausgebildet. Es handelt sich dabei um ein oft viele Zelllagen mächtiges Sternparenchym, dessen einzelne, fünf- bis zehnarmige Zellen meist überaus unregelmässig gestaltet sind. Fig. 11 stellt einige Zellen aus dem Durchlüftungsgewebe der Kollarigalle dar. Der Körper der Zellen ist meist verhältnissmässig gross, die Arme sind an Zahl, Länge und

---

1) Küstenmacher, a. a. O pag. 181, Taf. VII, Fig. 20a.

2) Derselbe, a. a. O. pag. 182, Taf. VII, Fig. 21, 25, 26.

3) Vergl. über normale Durchlüftungsgewebe Schenck, „Ueber das Aërenchym u. s. w.", Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XX, pag. 526.

Lumenweite sehr verschieden. Aehnliche Gewebe wie in der Kollarigalle finden sich in der von Cynips argentea erzeugten u. a. m. – Viel weniger deutlich ist das Durchlüftungsgewebe bei den Gallen von Dryophanta folii u. a. ausgebildet, die einzelnen Zellen stehen viel dichter neben einander, ihre Arme sind zu unscheinbaren Spitzchen reducirt.

Bei der Kollari- und Argenteagalle verholzen die Zellen des Durchlüftungsgewebes zur Zeit der Gallenreife.

Bei manchen Gallen sind die Zellen dieses Gewebes reichlich getüpfelt. Ob diese Tüpfel als Athmungsporen dienen können, mag dahin gestellt bleiben.

C. Das Assimilationssystem.

Chlorophyllführende Zellen und Gewebe sind bei den Gallen weit verbreitet. In den Zellen vieler Erineen, z. B. bei der Filzgalle des Ahorns u. a.[1]), sind Chlorophyllkörner häufig, viele Beutel- und Kammergallen geben durch ihre blassgrüne Färbung schon hinreichend Auskunft über ihren Chlorophyllgehalt u. s. w. Der Gehalt an Blattgrün ist in weitaus den meisten Gallen zwar unverkennbar, aber verhältnissmässig so spärlich, dass wir keine bedeutenden physiologischen Leistungen von ihm erwarten dürfen. Jedenfalls ist die Chlorophyllarmuth bei den meisten Gallen auffälliger als ihr Chlorophyllgehalt, umsomehr als viele Gallen aus Blättern hervorgehen, also aus denjenigen Organen, in welchen der Regel nach die Chlorophyllproduktion am lebhaftesten vor sich geht, und für welche die Assimilation die massgebende Function ist.

In denjenigen Zellen des inficirten Pflanzenorgans, welche der Gallenreiz zum Wachsthum anregt, wird die Vermehrung der Chlorophyllkörner offenbar sistirt oder zum Mindesten hält ihre Vermehrung nicht gleichen Schritt mit dem Wachsthum der Zellen. Ganz allgemein lässt sich sagen, dass der gallenerzeugende Reiz hemmend auf die Chlorophyllbildung einwirkt. Die Chlorophyllarmuth gehört zu den wichtigsten Eigenschaften der allermeisten Gallen. Von typischen „Assimilationszellen“ im Sinne Haberlandt's[2]) können wir im Allgemeinen bei ihnen nicht sprechen.

Dieses die Regel; Ausnahmen von ihr sind mir in zweifacher Form bekannt.

Bei Bildung mancher Gallen bleiben gewisse Theile des assimilirenden Blattgewebes unverändert und für den Assimilationsdienst reservirt. Bei der Fenstergalle des Ahorns (vergl. Fig. 1) werden meist nur die unteren Schichten des Blattmesophylls zu den eigenartigen eiweissreichen, chlorophyllarmen Zellen umgebildet, von welchen bei Besprechung des Speichersystems näher die Rede sein wird. Die der oberen Epidermis unmittelbar angrenzenden Zellen des Palissadengewebes bleiben nahezu unverändert.

Noch auffälliger ist dasselbe Princip in der bereits erwähnten Banisteriagalle (Fig. 8) durchgeführt. Lediglich die Epidermis und die oberste Palissadenschicht entgehen den Wirkungen des gallenerzeugenden Reizes. Die nächstfolgenden inneren Zelllagen liefern nach wiederholter Zelltheilung und energischer Sclerose die couche protectrice. Die oberste Schicht des Palissadenparenchyms fungirt als Assimilationsgewebe.

---

[1]) Vergl. die Angaben in Zeitschr. f. wiss. Zool. (Bd. XIV, 1864 pag. 353) von Landois.

[2]) a. a. O. pag. 227.

Ich begnüge mich mit der Beschreibung dieser beiden besonders lehrreichen Gallenarten; an Uebergangsformen zwischen diesem Typus und dem der zuerst besprochenen, chlorophyllarmen Gallen ist natürlich kein Mangel.

Principiell etwas ganz Neues bieten uns diejenigen Gallen, bei welchen der gallenerzeugende Reiz eine Vermehrung des assimilirenden Gewebes, eine Steigerung der Chlorophyllproduktion herbeiführt.

Unter den mir bekannten Gallen ist das auf Weiden häufige Produkt des Nematus Vallisnerii das beste Beispiel für diesen neuen Typus des Assimilationsgewebes. Durchbricht man eine Galle dieser Art, so fällt schon bei makroskopischer Prüfung der umfängliche, tiefgrüne Gewebecomplex in ihrem Innern auf. Mikroskopische Präparate lehren, dass die äussersten Zelllagen aus palissadenähnlich gestreckten, wasserhellen Zellelementen bestehen und dass auf diese ein stark entwickeltes Assimilationsparenchym folgt, welches an Mächtigkeit das der normalen Blätter um ein Mehrfaches übertrifft.

Auch die Galle von Nematus vesicator darf als besonders chlorophyllreich bezeichnet werden. Desgleichen sind Gallbildungen wie die an Crataegus Oxyacantha auftretenden Blattemergenzen u. s. w. auf lebhafte Vermehrung des Assimilationsgewebes — ohne Functionsveränderung desselben — zurückzuführen.

Wollten wir noch einen Schritt weiter gehen, so kämen wir zu dem Fall, dass Chlorophyll nach Einwirkung des gallenerzeugenden Reizes in Geweben producirt wird, welche normaler Weise chlorophyllfrei bleiben. Ich verweise hier noch einmal kurz auf die Erineumhaare, welche aus farblosen Epidermiszellen hervorgehen und erinnere ausserdem noch an eine weit verbreitete Art von Gallen, die übrigens bereits jenseits der Grenzen unseres Themas liegen und nicht mehr als Hypertrophien oder progressive Bildungen angesprochen werden können. Blüthenvergrünungen — um diese kann es sich hier nur handeln — werden durch Pilze[1]), Phytopten[2]), Aphiden[3]), ja sogar durch Cynipiden[4]) erzeugt. Wir begnügen uns hier mit ihrer Erwähnung.

Auf Grund der verschiedenen Ausbildung des Assimilationsgewebes liessen sich alle Gallenbildungen in eine Reihe ordnen, die mit chlorophyllreichen Gallen z. B. der des Nematus Vallisnerii, begänne und über die verhältnissmässig chlorophyllarmen Gallen der ulmenbewohnenden Schizoneura- und Tetraneuraarten, die verschiedenen beutelförmigen Phytoptusgallen, die erwähnte „Fenstergalle“ u. s. w. zu den hoch organisirten Cynipidengallen führte, wie der des Neuroterus laeviusculus, Dryophanta follii u. a., bei welchen man kaum noch nennenswerthe Chlorophyllmengen finden kann. Gallen der letzgegenannten Art leben zweifellos völlig parasitisch auf der Mutterpflanze, Gallen wie die des Nematus Vallisnerii leben entweder völlig „auf eigene Kosten“ oder liefern doch zum Mindesten durch eigene Assimilationsthätigkeit einen wesentlichen Beitrag zur Ernährung ihrer Gewebe und ihrer Bewohner. Vielleicht lassen auf experimentellem Wege sich Fragen dieser Art der Lösung näher bringen.

---

[1]) Molliard, „Cecidies florales“ a. a. O.

[2]) Vergl. Frank a. a O. pag. 66. — Thomas, „Aeltere und neue Beobachtungen über Phytoptocecidien“, Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. Bd. 49, 1877.

[3]) Peyritsch, „Zur Aetiologie der Chloranthieen einiger Arabisarten“, Jahrb. f. wiss. Bot. XIII, pag. 1 u. a.

[4]) Beyerinck. „Beobachtungen u. s. w.“ pag. 58.

Der verschiedene Grad der Selbständigkeit bezw. Unselbständigkeit in Fragen der Ernährung gestattet, die Gallen mit den Schmarotzerpflanzen und „Halbschmarotzern“ zu vergleichen. Ein Vergleich der Gallen mit Parasiten wird um so eher angängig sein, als die Bildung der Gallen und ihre Erhaltung Vorgänge sind, aus welchen lediglich die fremden Organismen Nutzen ziehen. — Sollte sich ergeben, dass die Galle des Nematus Vallisnerii oder andere nach Entwickelung des Assimilationsgewebes durch die Thätigkeit des letzteren für sich und ihre Bewohner alles Erforderliche zu schaffen vermögen, so wäre in ihnen ein Typus von Gallen gefunden, welcher einen Vergleich mit den Epiphyten in mancher Beziehung statthaft machen würde.

D. Das mechanische System.

Die zu mechanischen Functionen bestimmten Gewebe der Gallen stellen ein so wohl charakterisirtes Gewebesystem dar, dass schon Lacaze-Duthiers den allen mechanischen Geweben gemeinschaftlichen Charakter erkannte und diesen auch im Namen der von ihm als couche protectrice bezeichneten Schicht zum Ausdruck brachte.

Verglichen mit der Ausbildung des mechanischen Systems im normalen Pflanzenkörper werden die mechanischen Gewebe der Gallen zweifacher Art sein können: entweder übernehmen die Gallen ihre mechanischen Gewebe von dem sie erzeugenden Pflanzenorgan, oder sie produciren ein eigenes Gewebe dieser Art. Daneben fehlt es nicht an Gallen, welche völlig frei von mechanischen Geweben sind.

Die galles externes als die höchst organisirten Formen lassen nur selten die mechanischen Gewebe gänzlich vermissen, so z. B. die Nematusgallen der Weiden — N. bellus, N. gallarum u. s. w.

Bei den galles internes fehlen die mechanischen Elemente häufiger. Wir müssen hierbei zwei principiell verschiedene Fälle unterscheiden. Zur Bildung der Galle ist entweder ein Pflanzenorgan verwendet worden, dem mechanische Gewebe normaler Weise fehlen, und der gallenerzeugende Reiz hat nicht zur Bildung eines solchen den Anstoss gegeben, — oder es handelt sich um Pflanzenorgane, welche normaler Weise Sclerenchym und Collenchym entwickeln, bei welchen aber durch den Gallenreiz die Bildung dieser Festigungsgewebe unterdrückt worden ist. Als Beispiele für den zuerst genannten Fall können uns viele einfach gebaute Gallen dienen, wie die Pocken, die Filzgallen, Emergenzengallen, die Fenstergalle des Ahorns u. s. w. Den zweiten Typus veranschaulichen wir uns ebenso deutlich an vielen Pilzgallen, in welchen nach den Untersuchungen Wakker's u. a. (s. o.) Sclerenchym und Collenchym nicht zur Entwickelung kommen oder zum Mindesten auffallend spärlich bleiben, wie an verschiedenen Thiergallen, z. B. den von einer Blattlaus, Schlechtendalia, erzeugten sogenannten „chinesischen Galläpfeln“, umfänglichen Achsen- und Knospendeformationen, die auch nicht die spärlichsten Rudimente von mechanischen Geweben in sich auffinden lassen (vergl. Fig. 3).

Viele Gallen, die mit mechanischen Geweben ausgerüstet sind — z. B. viele Stengelschwellungen u. dergl. —, übernehmen diese unverändert von der Mutterpflanze. Die „pathologische Anatomie“ kann hier wiederum auf die Lehre vom normalen Pflanzenkörper verweisen, und ohne uns bei Gallenformen dieser Art lange aufzuhalten, gehen wir nunmehr zu denjenigen Formen mechanischer Gallengewebe über, die erst durch den gallenerzeugenden Reiz zur Entstehung kommen, oder durch diesen erst ihre endgültige Form erhalten.

1. Die mechanischen Zellen.

Das wichtigste von dem, was sich über die einzelnen mechanisch wirksamen Zellelemente aller Gallen sagen lässt, fassen wir in *einem* Satze kurz zusammen: *Der gallenerzeugende Reiz gibt nur zur Bildung von Sclereïden Anregung; Stereïden werden nicht entwickelt.*

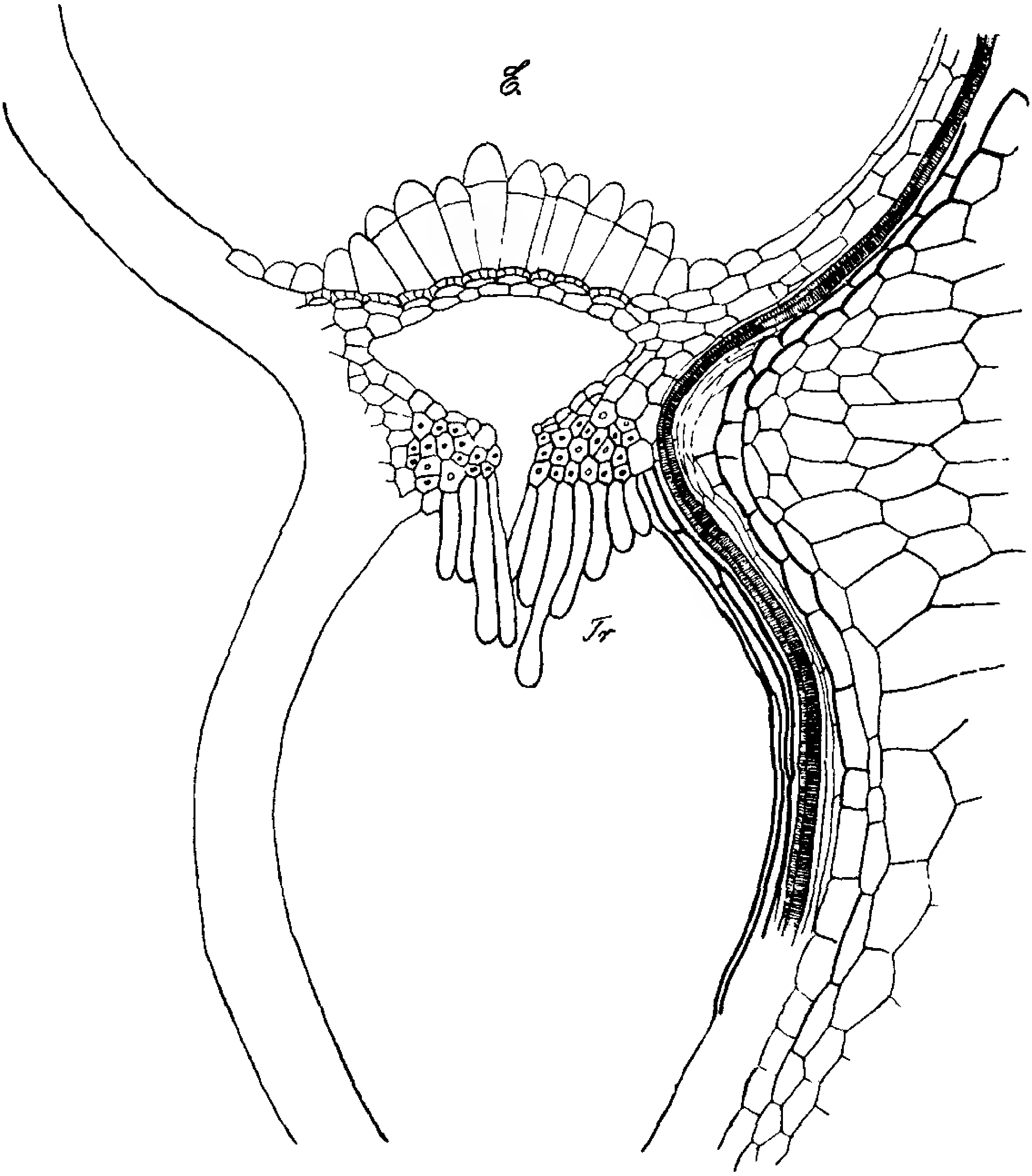


Fig. 12. Querschnitt durch eine unbestimmte Cynipidengalle von Quercus Wislizeni. Tr. dickwandige Trichome, E. Epithem.

Bei secundären Bildungen, wie es die Gallen sind, kann der Mangel an Stereïden schliesslich nicht befremden. Das mechanische Gewebe κατ' ἐξοχήν ist der Stereïdenverband; die Sclerenchymzellen haben oft den Charakter eines secundären Ergänzungsmaterials: bei dem „gemischten Ringe", der die Rinde vieler Dicotyledonen charakterisirt, treten zu den Bastfasergruppen als secundäres Complement die Sclerenchymzellen oder Brachysclereïden hinzu. Andererseits wird bei den hochorganisirten Cynipidengallen das Fehlen der Bast- oder Libriformfasern nicht a priori schon zu erwarten sein, da das Gallplastem Gefässe, Tracheïden und die verschiedensten anderen Gewebselemente zu liefern im Stande ist.

Innerhalb der Grenzen, welche durch den strenge inne gehaltenen Sclereïdencharakter der mechanischen Zellelemente ihrer Form gezogen sind, finden wir immerhin noch eine reichliche Abwechslung.

Die Sclereïdenzellen sind entweder isodiametrisch, rundlich, oder anisodiametrisch, also palissadenförmig gestreckt.

Palissaden- oder stabförmige Sclerenchymzellen, sind aus der normalen Anatomie — besonders aus der Anatomie der Rinden, Früchte und Samen — wohl bekannt. In derselben Form wie in diesen finden wir sie vielfach in den Gallen wieder, z. B. bei der *Buchengalle* von *Hormomyia piligera*, deren *mechanischer Mantel aus mehreren* Schichten *stark sclerosirter*, mit ihrer Längsachse tangential orientirter „Stabzellen" besteht. — Als „Palissadensclerenchym" werden wir mit Haberlandt[1]) diejenigen mechanischen Gewebe bezeichnen, deren stabförmige Zellen senkrecht zur Oberfläche des betreffenden Organs orientirt sind Gewebe dieser Art finden wir beispielsweise in der von Hormomyia fagi erzeugten Galle, mehr oder weniger deutlich auch in der couche protectrice *mancher Eichengallen* u. s f. *Besonders interessant ist diejenige Form* des Palissadensclerenchyms, bei welcher das Palissadenparenchym des Mesophylls, durch den gallenerzeugenden Reiz zur Sclerose angeregt, dadurch bereits zum mechanischen Gewebe der Galle geworden ist (vergl. Fig. 7 *B*). Wir werden nicht irre gehen, wenn wir für alle Gallen, welche ein Palissadensclerenchym dieser Art aufzuweisen haben, eine relativ späte Entstehung annehmen, d h wenn wir ihre Anlage in die Zeit verlegen, zu welcher bereits *eine Differenzirung* des *Blattgewebes eingetreten* war. Bekanntlich entstehen auch hoch organisirte Gallen mit weitgehender histologischer Ausgestaltung vielfach an bereits differenzirtem Gewebe.

Fig. 12 stellt das Längsschnittbild einer Cynipidengalle von Quercus Wislizeni dar. An der inneren Gallenwand finden wir Sclereïden, deren langgestreckte Form fast an echte Bastfasern erinnert. Der Verband der einzelnen Zellen, der eine prosenchymatische Verzahnung vermissen lässt, beweist, dass *wir* auch hier es mit echten Sclereïden zu *thun* haben.

Die isodiametrischen Zellen der mechanischen Gallengewebe lassen in der Wandstärke, in der Porosität ihrer Membranen, im Grad der Verholzung u. s. w. bereits mancherlei Unterschiede erkennen; wichtiger sind für uns diejenigen Unterschiede, die durch ungleichmässige Verdickung der Zellmembranen zu Stande kommen.

Ein bei Eichengallen sehr häufiger Fall ist der, dass die isodiametrischen Zellen des mechanischen Gewebes nur *einseitig* verdickt sind, wobei der zartwandige Theil der Galle bald nach aussen (Andricus quadrilineatus, Dryophanta folii, Dr. divisa u. a.) bald nach innen (Linsengallen der Eiche, Cynips lignicola u. a. vergl. Fig. 13) zu liegen kommt. — Zellen ähnlicher Art sind aus der normalen Anatomie schon bekannt, besonders auffällig sind die Sclereïden im mechanischen Ringe der Laurineen, die an der Aussenseite dünnwandig geblieben sind[2]). Aehnliche Verhältnisse sind auch für verschiedene Gruppen der Rosaceen nachgewiesen[3]).

---

1) a. a. O. pag. 142.

2) Solereder, a. a. O. pag. 796.

3) Solereder, a. a. O. pag. 348.

Welcher Function diese halbseitig verdickten Zellen im „gemischten Ringe“ wohl obliegen mögen, ist bisher nicht ermittelt worden. Bei den Gallen ist es wenigstens für einige Fälle durch Beyerinck sicher gestellt, dass die dünnwandigen Theile der besagten Zellen im Verlauf der Gallenentwickelung ein energisches, secundäres Flächenwachsthum erfahren. Aus den mechanischen Zellen werden dabei Speicher- und Nährzellen die von den Larven verzehrt werden. Die Wände der blasigen Anschwellung, die aus der einseitig sclerosirten Zelle hervorgewachsen ist, erfahren zuweilen noch eine schwache nachträgliche Verdickung[1]).

Ungleichmässig verdickte Sclereïden, deren Lumina flaschenhalsartig zugespitzte Form annehmen, sind mir von einer californischen Cynipidengalle (von Quercus Wislizeni) her bekannt. Fig. 14 soll diese Zellform, die übrigens schon aus der Anatomie der Samen und Früchte her bekannt ist, veranschaulichen.

Auffällige, ungleichseitige Verdickungen zeigen die in Fig. 15 M_1 dargestellten Sclereïden, die ebenfalls einer californischen Eichengalle angehören.

Zu erwähnen sind schliesslich noch die sclerosirten, papillös vorgestülpten oder zu kurzen Haaren ausgewachsenen Epidermiszellen, die ich bei den verschiedensten Gallen angetroffen habe. Ihre Membranen sind stark verdickt, schwach verholzt und von überaus feinen, sehr zahlreichen Tüpfeln durchzogen. Die Function dieser Gebilde ist bei manchen Gallen, z. B. bei der von Diplosis botularia erzeugten, als mechanische zu erkennen; es wird von ihnen weiter unten noch die Rede sein.

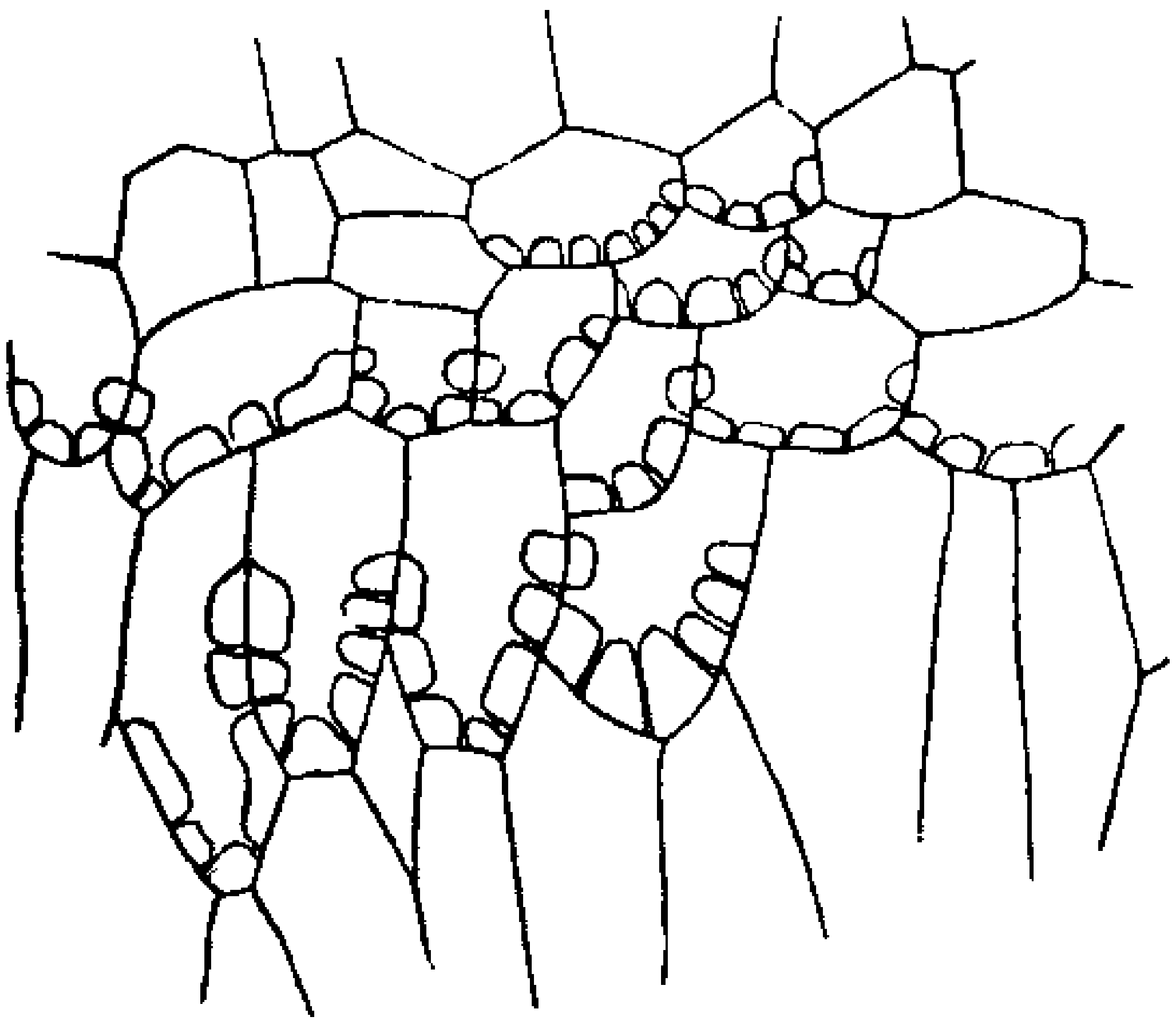


Fig. 13. Theil des mechanischen Gewebes der Galle von Cynips lignicola.

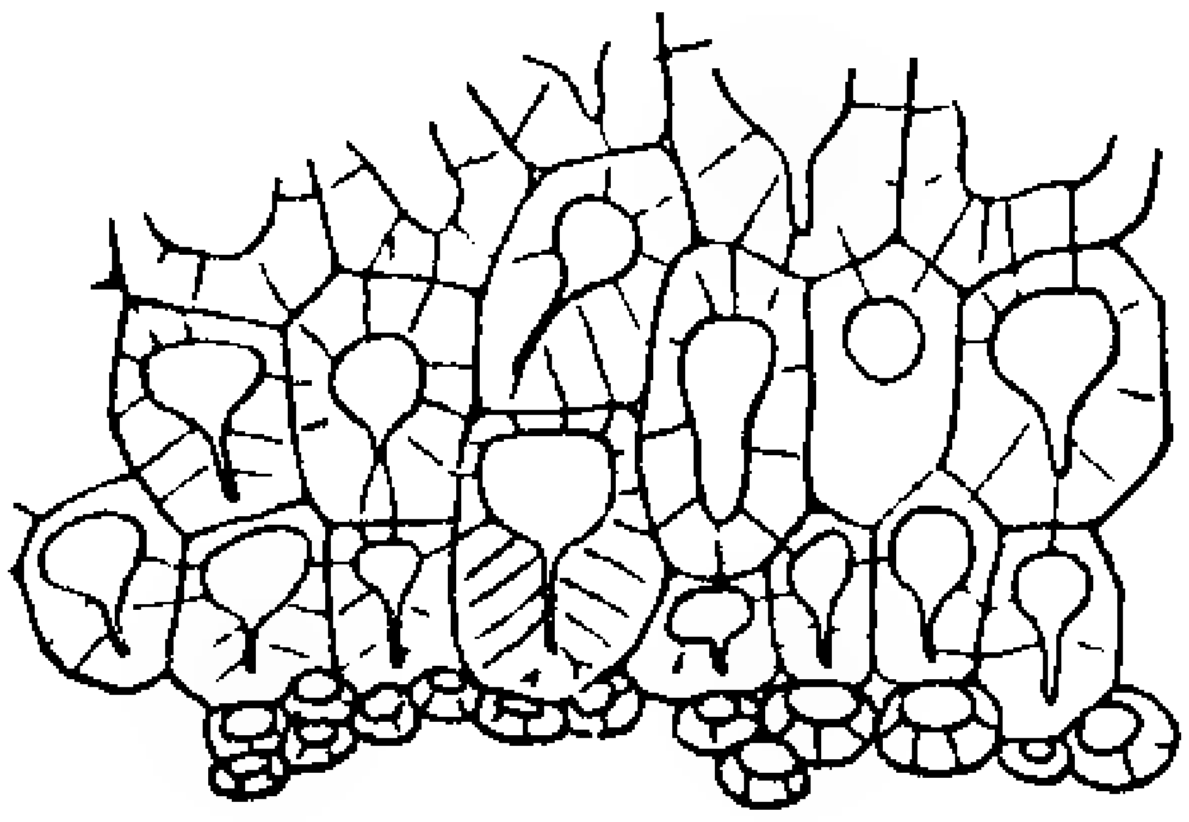


Fig. 14. Theil des mechanischen Gewebes aus einer unbestimmten Cynipidengalle (Quercus Wislizeni).

2. Die mechanischen Gewebe.

An die Erörterung der einzelnen mechanisch wirksamen Zellelemente möge sich die Behandlung der Fragen anreihen: in welcher Weise sind die einzelnen Zellen zu mechanischen Geweben vereinigt und welche Gesetze lässt die Vertheilung der letzteren im Gewebekörper der Gallen erkennen?

Aus der normalen Anatomie der höheren Gewächse ist bekannt, dass die mechanischen Zellen entweder zu geschlossenen Verbänden sich vereinigen entsprechend ihrer Aufgabe, dem betreffenden Organ Biegungs-, Zug- oder Druck festigkeit zu sichern, oder dass sie isolirt zwischen zartwandige Zellelemente eingestreut erscheinen. Im letzteren Falle kann man sie „in Bezug auf ihre Wirkungsweise mit den Sandkörnern vergleichen, welche der Maurer dem weichen Lehm beimischt, um seinen Zusammenhalt zu erhöhen, oder dem Glaspulver, welches der Guttapercha eingestreut wird, um sie incompressibler zu machen“ 1).

---

[1]) Beyerinck, „Beobachtungen“ a. a. O. pag. 84, 113.

In den allermeisten Fällen treten die mechanischen Zellen der Gallen zu geschlossenen mechanischen Geweben zusammen, über deren Typen wir nachher zu sprechen haben werden. Hier sei nur der zahlreichen Stengelgallen gedacht, bei welchen dem festgefügten, mechanischen Gewebe nicht selten eine Zone zartwandiger Zellen angrenzt, zwischen welchen isolirte Steinzellen eingestreut zu finden sind. Gerade in diesen Fällen werden wir im Gegensatz zu ähnlichen isolirten Sclereïden in Borke und Rinde wohl eher von rudimentär entwickelten Geweben sprechen dürfen, als von solchen, die wirklich bestimmten Festigungszwecken dienstbar gemacht sind.

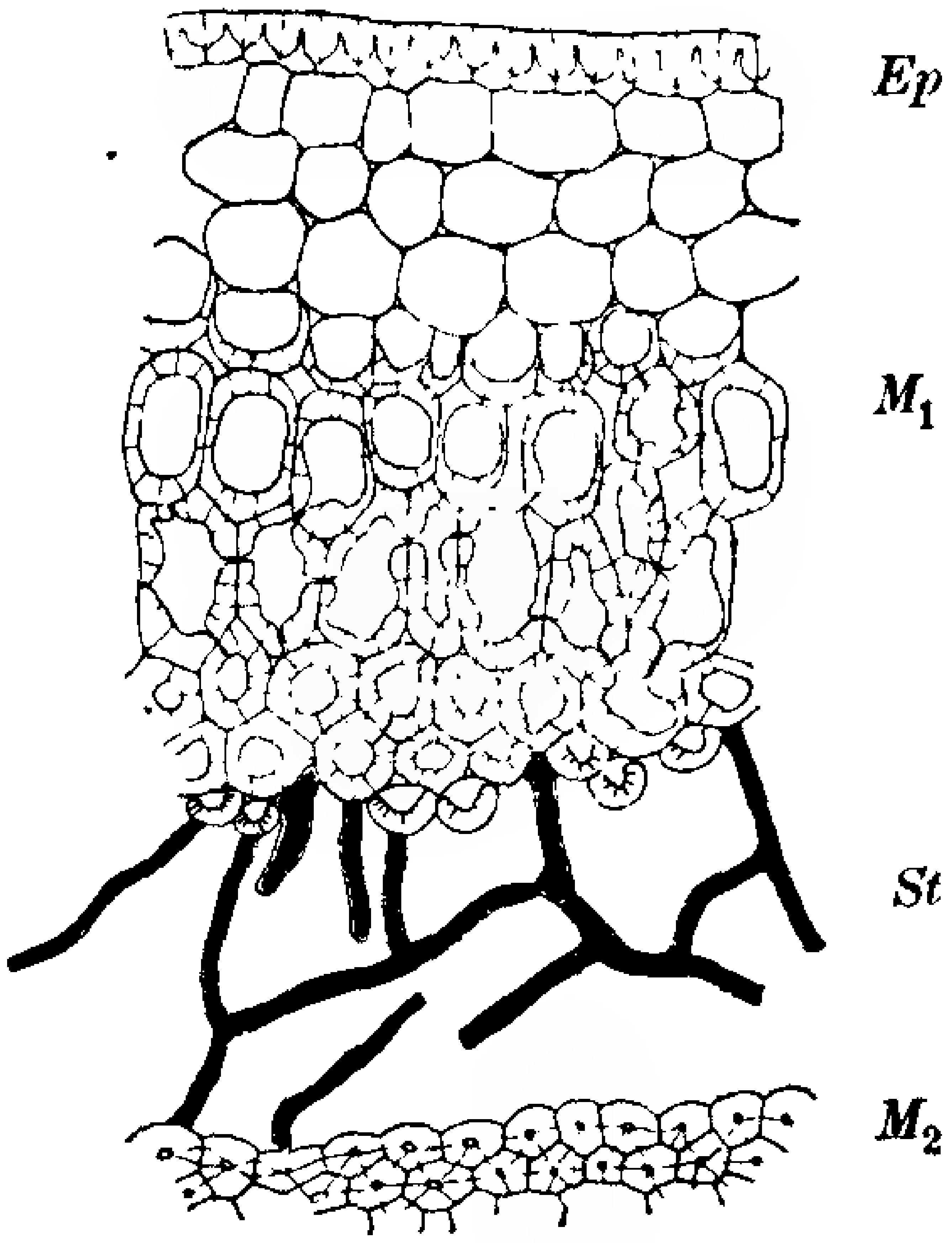


Fig. 15. Querschnitt durch eine unbestimmte Cynipidengalle von Quercus Wislizeni.
Ep Epidermis, M_1 äusserer mechanischer Mantel, *St* Stärkeschläuche, M_2 innerer mechanischer Mantel.

Die Art und Weise, in der die mechanischen Zellen zu Geweben vereinigt sind, lässt in den mir bekannten Gallen wenig Bemerkenswerthes erkennen. In denjenigen Blattgallen, die durch regelmässiges Dickenwachsthum und Längstheilung der Mesophyllzellen entstanden sind, liegen die Sclereïden in parallelen, überaus regelmässigen Reihen an einander. In den anderen Gallen liegen sie ebenso regellos neben einander wie in den „mechanischen Ringen“ u. s. w.

Lacaze-Duthiers2) unterscheidet auf Grund seiner Beobachtungen an hoch organisirten Gallen, wie der Tinctoriagalle, folgende Gewebeschichten:

I.
- 1. épiderme
- 2. tissu cellulaire sous-épidermique
- 3. parenchyme { spongieuse / dure
- 4. vaisseaux

II.
- 5. couche protectrice
- 6. partie alimentaire.

---

1) Haberlandt, a. a. O. pag. 141.
2) a. a. O. pag. 292, 293.

Die letzten beiden Gewebearten (II) fasst Beyerinck[1]) als „Innengalle" zusammen, die andern (I) bezeichnet er in ihrer Gesammtheit als „Gallenrinde".

Die verschiedene Ausbildung der couche protectrice gegenüber der Gallenrinde lässt uns für die mechanischen Gewebe der Gallen folgende drei Typen unterscheiden.

1. Die mechanischen Gewebe liegen verhältnissmässig tief, im Innern der Galle. Es ist eine als „Hautgewebe" ausgebildete Epidermis und ein zartwandiges Gallenrindenparenchym von wechselnder Mächtigkeit und wechselndem physiologischem Charakter vorhanden.

Als Beispiel sei die oft untersuchte Galle von Aulax Hieracii genannt, in deren Innerem jede Larvenkammer von einer widerstandsfähigen couche protectrice umhüllt ist. Die Mächtigkeit der letzteren erscheint gering im Vergleich zu der üppig entwickelten Gallenrinde. — Bei anderen Gallen ist die Innengalle relativ gross und die Gallenrinde nur schwach entwickelt. Die mechanischen Gewebe liegen also nahe der Oberfläche. Bei der Galle von Hormomyia Capreae liegen zwischen ihr und der Epidermis nur wenige Schichten zartwandigen Parenchyms.

2. Bei den Formen des zweiten Typus reichen die mechanischen Gewebe unmittelbar bis unter die Epidermis: die Gallenrinde ist bei diesen Formen auf die Epidermis reducirt. — Die bereits erwähnte Banisteriagalle besitzt oben eine zweischichtige Gallenrinde, die aus einer einschichtigen Epidermis und einer Lage Palissadenzellen sich zusammensetzt. Auf der Unterseite der Galle tritt das mechanische Gewebe unmittelbar an die Epidermis heran (Fig. 8). — Als weitere Beispiele für diesen Typus seien die Blattfaltungsgallen der Terebinthe genannt, die durch Pemphigus pallidus und P. retroflexus erzeugt werden. Die Galle von Andriscus coriaceus, die auf verschiedenen südeuropäischen Eichen häufig ist, besteht ebenfalls zur Zeit ihrer Reife aus Epidermis und Innengalle. Die mechanischen Gewebe sind überaus mächtig entwickelt. Auch die Kollarigalle ist hier zu nennen. Die Epidermis wird frühzeitig abgeworfen, die äussersten Gewebeschichten der reifen Galle sind mechanische[2]). — Bei der Ferrugineagalle scheinen ganz ähnliche Verhältnisse vorzuliegen[3]).

3. Der dritte Typus, bei welchem die mechanischen Gewebe bis an die Oberfläche der Gallen treten, scheint bei den galles externes am häufigsten zu sein. Bei den Vertretern dieses Typus fehlt eine Hautschicht im Sinne der physiologischen Anatomie und die Gallenrinde im Sinne Beyerinck's vollständig. Ich nenne als Beispiele die Gallen von Dryophanta divisa, Hormomyia fagi, bei welchen bereits die Membranen der äussersten Zellen sclerosirt sind. Ebenso wie bei der reifen Kollarigalle sind auch bei den Gallen dieses dritten Typus die Zellen der äusseren Schichten in tangentialer Richtung mehr oder weniger gestreckt, während die der nächstfolgend inneren Theile mit ihrer Längsachse radial orientirt sind Ich halte diese Ausbildung der äusseren mechanischen Gewebeschichten für durchaus zweckmässig, da dem zerstörenden Einfluss scheerender Kräfte die aus tangential gestreckten Zellen zusammengefügten Gewebe am Besten werden widerstehen können.

Bei denjenigen Gallen, bei welchen die Epidermis des Mutterorgans unter Einbusse ihres ursprünglichen physiologisch-anatomischen Charakters erhalten

---

1) „Beobachtungen" a. a. O. pag. 39.

2) Beyerinck, „Beobachtungen" a. a. O. pag. 150.

3) Küstenmacher, a. a. O. pag. 181.

bleibt, ist der dritte von uns aufgestellte Typus der mechanischen Gewebe anscheinend recht wenig vertreten. Als Beispiel muss die Eschengalle von Diplosis bursaria (vergl. Fig. 16) genügen. An dem der Unterseite des Blattes entsprechenden Theil der Gallen nehmen die Epidermiszellen ebenso wie die kurzen, stumpfen Trichome, die aus ihnen hervorgehen, stellenweise Sclereïdencharakter an.

Die Form der Gewebe, zu welchen sich die einzelnen mechanischen Zellen zusammenfügen, ist nicht anders, als wie wir es von vornherein erwarten müssen, wenn wir uns die Bedeutung der mechanischen Gewebe für die Gallen bezw. ihre Bewohner vergegenwärtigen. Es handelt sich darum, den Hohlraum, den die Larven bewohnen vor Collaps der umliegenden Gallentheile zu schützen: die Larvenkammer soll ihre Form bewahren. Das Problem ist ein ähnliches wie bei Samen und Früchten und es findet bei den Gallen dieselbe Lösung wie bei jenen.

Das mechanische Gewebe der Gallen stellt demnach zumeist einen allseits geschlossenen Panzer dar, der je nach seiner Mächtigkeit und Umfang den Anforderungen an Biegungsfestigkeit mehr oder minder vollkommen genügen wird.

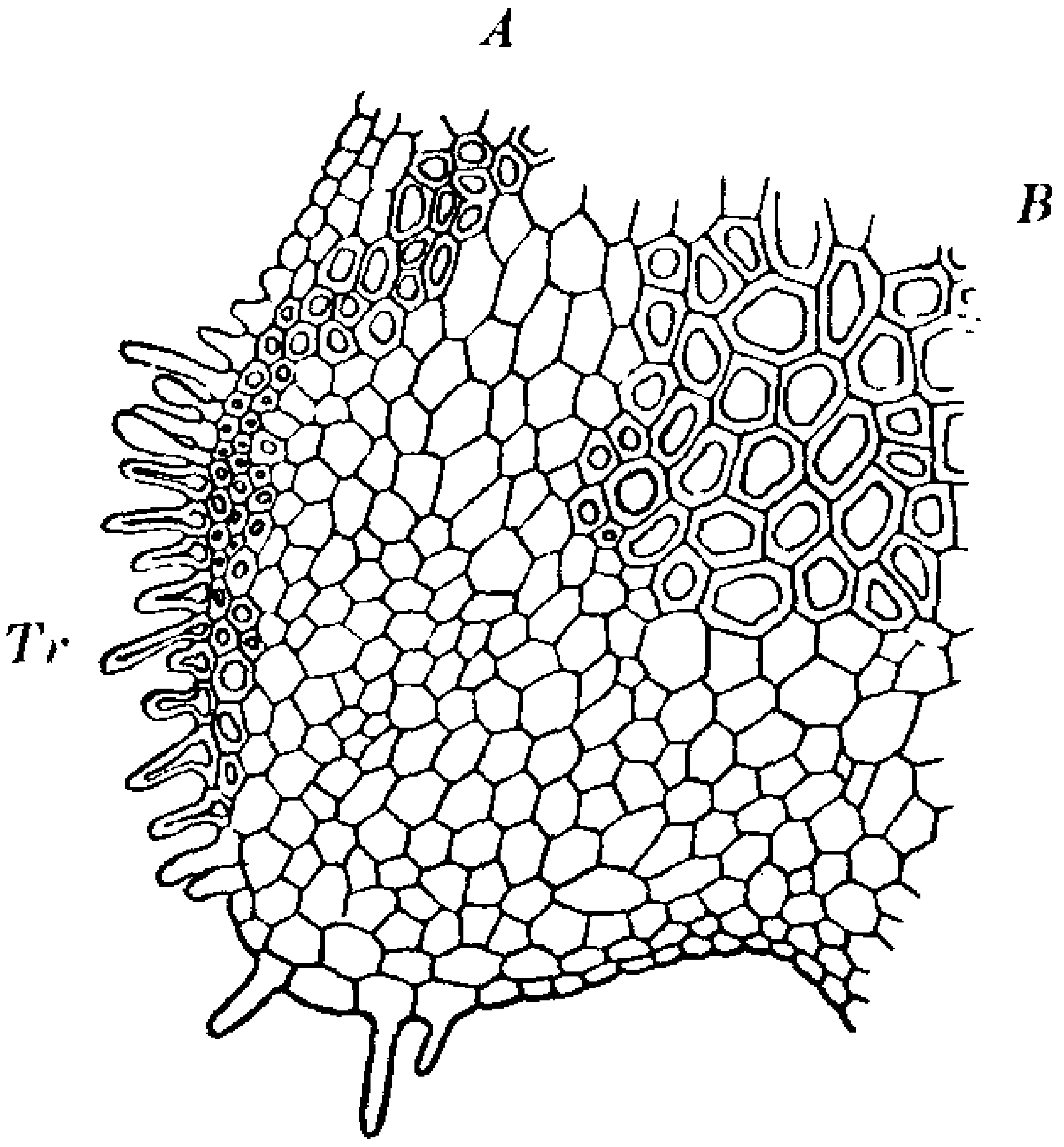


Fig. 16. Querschnitt durch einen Theil der durch Diplosis botularia erzeugten Eschengalle.
A innerer mechanischer Mantel, *B* äusserer mechanischer Mantel, *Tr* dickwandige, verholzte Haare.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den Kammergallen: der Hohlraum, auf dessen Schutz alles hinausläuft, ist allseits von Gallengewebe umschlossen, rings um ihn schliessen sich die Sclerenchymzellen in festem Verbande an einander, und das Bedürfniss nach mechanischem Schutz ist befriedigt. — Ob dabei der feste Gewebemantel nur wenige Zelllagen mächtig ist, oder ob so gut wie die gesammte Galle aus mechanisch wirksamen Geweben besteht, bedeutet keinen principiellen morphologischen Unterschied.

Die Form des „mechanischen Mantels" — als solchen wollen wir die feste Hülle bezeichnen — wiederholt im Kleinen die Form der ganzen Galle. Bei Gallen von reiner Kugelform — diese ist die verbreitetste — finden wir diese auch beim mechanischen Mantel wieder (Fig. 17 *A*), bei den flach gebauten Linsengallen der Eiche (Fig. 17 *B*), der Galle von Hormomyia Capreae[1]), der Banisteriagalle (Fig. 17 *E*), der kurz cylindrischen Galle auf Parinarium (Fig. 17 *L*) folgt der mechanische Mantel mit seiner eigenen stets der Form der Galle selbst. — Liegen mehrere Larvenkammern in der nämlichen Galle, so findet oft eine polyedrische Abplattung der mechanischen Hüllen statt.

Gewöhnlich besitzt jede Larvenkammer nur einen mechanischen Mantel. Eine weitere Vervollkommnung des mechanischen Schutzes finden wir beispiels-

---

1) Abbildung bei Frank a. a. O. pag. 101.

weise an der Galle von Cecidomyia Cerris; oberhalb des mechanischen Mantels, der allseits die Larvenkammer umgibt, liegt noch ein zweites, deckelartiges, flach gewölbtes mechanisches Gewebe, das aus grosszelligem Palissadenparenchym sich zusammensetzt (Fig. 17 *D*). Noch einen Schritt weiter geht die Gewebeausbildung bei der Banisteriagalle (Fig. 17 *E*), bei welcher zwei völlig geschlossene, annähernd linsenförmige mechanische Mäntel die Larvenkammer schützend umhüllen. Der äussere ist der bei weitem kräftigere, der innere ist verhältnissmässig locker gebaut, seine Zellen sind dünnwandiger als die des andern.

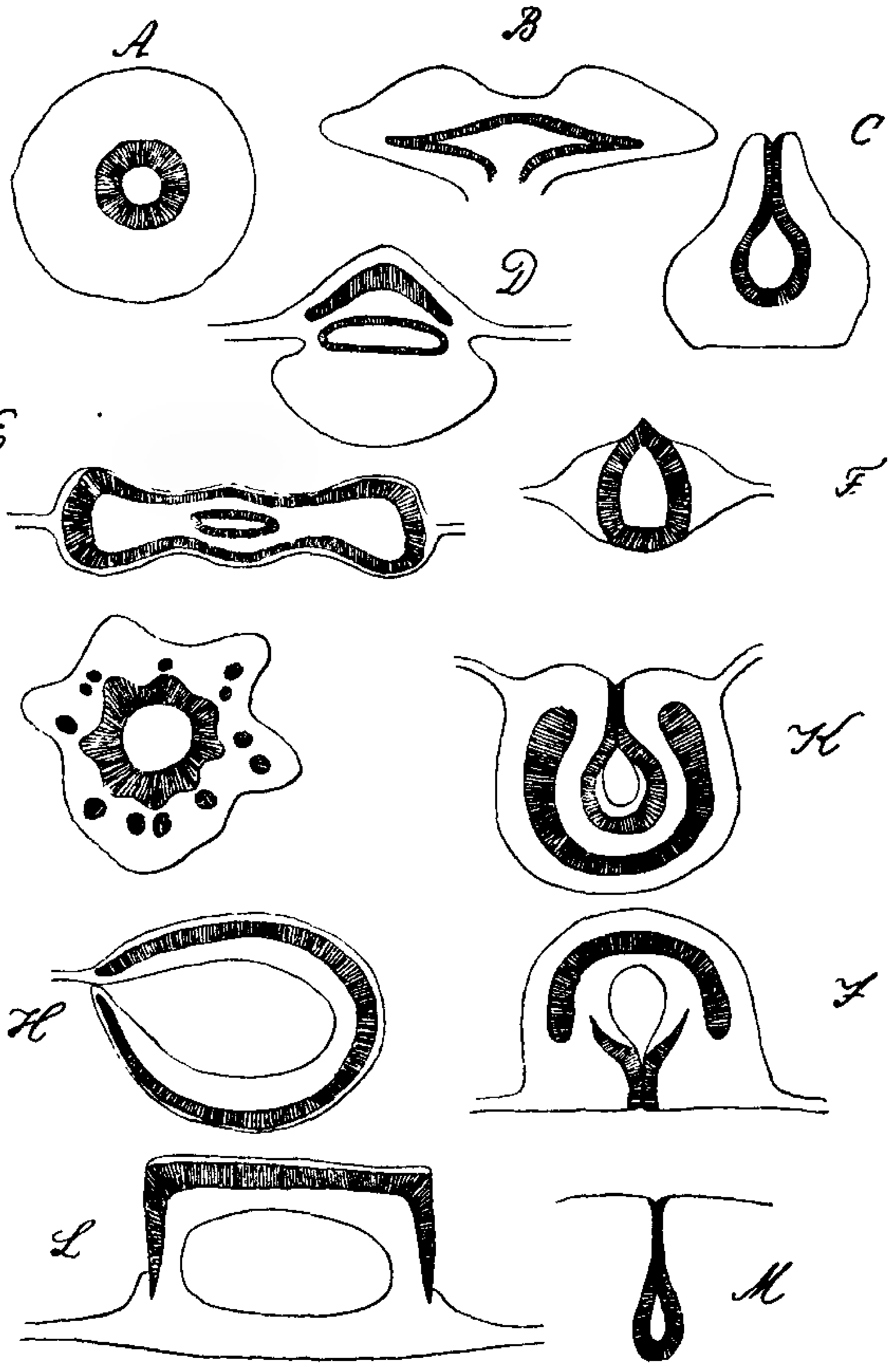


Fig. 17. Die wichtigsten Formentypen des mechanischen Gallengewebes. Schematisirt.

In allen bisher genannten Fällen entspricht die Form des mechanischen Mantels mehr oder weniger der Gallenform. Ausnahmen von dieser Regel sind selten. Als Beispiel mag die flach linsenförmige Galle von Cecidomyia tiliacea genügen; ihr mechanischer Mantel (vergl. Fig. 17 *F*) hat die Form einer Spindel oder eines Helmes, seine Längsachse steht senkrecht auf der Medianebene der linsenförmigen Galle. Hier widerspricht durchaus die Form des mechanischen Mantels der Gestalt der Galle.

Bei denjenigen Gallen, welche in der Form dem Beutelgallentypus nahe stehen, gleichwohl aber vorwiegend durch Dickenwachsthum zu Stande gekommen sind, z. B bei manchen *Blattfaltungen*, bei der von Diplosis botularia erzeugten dickschwieligen Fraxinusgalle, bei der ausserordentlich harten Galle von Diplosis globuli u. s. w. liegen die Verhältnisse ebenso, wie bei den Kammergallen, insofern als auch bei ihnen die Bildung eines biegungsfesten mechanischen Mantels angestrebt werden muss. Da aber der Wohnraum der Gallenthiere durch einen *offenen* Canal oder Porus in Verbindung mit der Aussenwelt steht, kann auch der mechanische Mantel *nicht mehr allseits geschlossen* sein. Die Galle wird um so fester geschaffen werden können, je enger ihre Ausgangsöffnung ist. Auch für diejenigen Gallen, welche kein eigenes mechanisches Gewebe entwickeln – z. B. die Beutelgallen, die durch Flächenwachsthum zu Stande kommen, und die wir in der zweiten Gruppe unseres Sytems vereinigt haben – hat das soeben Gesagte seine Gültigkeit. Bei *ihnen* ist die Form der Gallen umsomehr gesichert, je enger der offene Ausgangsporus ist, oder — ich erinnere an das im ersten Capitel Gesagte — je kleiner das durch den Gallenreiz zu ergiebigem Flächenwachsthum angeregte Areal war. Mechanische Bedeutung wird unter Umständen auch dem Gewebewall zukommen, der zuweilen die Ausgangsöffnung der Gallen verengt.

Wir kehren nun zu den Gallen mit eigenen mechanischen Geweben zurück.

Bei den durch Dickenwachsthum entstandenen Gallen, deren Larvenkammer nicht allseits geschlossen ist, wird durch die verschiedensten Mittel die mechanische Sicherung des Gallenkörpers und Verengung des Ausgangsporus angestrebt.

Bei den Blattfaltungen des Pemphigus pallidus und P. retroflexus – der erstere verursacht Umfaltung des Blattrandes nach oben, der andere dieselbe Verbiegung nach unten — entwickelt sich an der Aussenseite der Gallen mehrschichtiges mechanisches Gewebe. Durch die Wachsthumsenergie der äusseren Schichten wird der Rand des umgefalteten Blatttheiles so fest angepresst, dass eine fest geschlossene Galle zu Stande kommt, die nur mit Gewalt zu öffnen ist[1]). Dass ein Ausgangsspalt vorhanden ist, kommt unter solchen Umständen für die Wirkung der mechanischen Gewebe (vergl. Fig. 17 *H*) kaum noch in Betracht.

Der Hohlraum der Galle von Diplosis globuli, die auf den Blättern der Zitterpappel nicht selten anzutreffen ist, öffnet sich nach unten mit einem schmalen Spalt (vergl. Fig. 17 *J*). Das mechanische Gewebe tritt unmittelbar bis an diesen Eingangsporus heran. Auf dem Querschnittsbild sehen wir die beiden Hälften des mechanischen Gewebes *an dem* freien Spalt sich mächtig verbreitern, sich begegnen und ergänzen.

Aehnliche Verhältnisse finden wir bei flaschenförmigen Gallen (Hormomyia Corni u. a., vergl. Fig. 17 *C*). Oberhalb der Larvenkammer treten die mechanischen Gewebe unmittelbar an die (innere) Oberfläche des flaschenhalsartigen Gallentheiles. Aehnliches beobachten wir in der in Fig. 17 *M* abgebildeten Inquilinengalle aus dem Gallenprodukt der Dryophanta folii, an der Eschengalle von Diplosis (Fig. 17 *K*) u. a.

Die soeben besprochene Pappelgalle lässt uns noch eine besondere Abweichung vom gewöhnlichen Bau des mechanischen Mantels erkennen. Statt einer Hohlkugel stellt dieser hier zwei hohle Hemisphären dar (siehe Fig. 17 *J*), die

---

1) Im Herbst öffnen sich die Gallen von selbst — vielleicht durch nachträgliches Flächenwachsthum der inneren Gewebetheile.

ähnlich wie Schachtel und Deckel übereinander greifen. In einer ringförmigen Zone liegen also die beiden mechanischen Hüllen übereinander.

Noch vollkommener ist die Ausbildung des mechanischen Gewebes bei der Galle von Diplosis botularia (Fig. 17 *K*). Die Larvenkammer ist allseits von einem mechanischen Mantel umgeben. Ausser diesem kommt noch eine zweite äussere Hülle von bedeutender Mächtigkeit zur Ausbildung. Sie besteht aus relativ grossen, mässig verdickten Steinzellen; die des inneren Mantels sind bedeutend englumiger.

Der Eingangsspalt ist bei der genannten Eschengalle durch eine eigenartige Verzahnung gefestigt. An den lippenartigen Rändern der Galle entstehen kurze, ausserordentlich dickwandige, verholzte Haare (vergl. Fig. 16), welche die beiden Randwülste der Galle gleichsam verzahnen und ihre Lage fixiren.

Das Wichtigste von dem, was sich über die mechanischen Gewebe der Gallen ermitteln liess, ist damit gesagt. Noch einige Bemerkungen von untergeordneter Wichtigkeit mögen mir gestattet sein.

Eine Verstärkung des hohlkugelförmigen Mantels durch vorspringende Rippen und Leisten habe ich nie finden können. Gleichwohl scheint mir dieses Princip mechanischer Versteifung durch vorspringende Rippen im Bau der Gallen gelegentlich doch angedeutet zu sein. Bei der Galle des Phemphigus utricularius springen an der Innenseite der Wandung die Gefässbündel als feine, erhabene Leisten hervor. Es lässt sich nicht in Abrede stellen, dass diese Gebilde die Festigkeit der Galle wenigstens in bescheidenem Maasse zu erhöhen im Stande sein werden.

Hohlräume und umfängliche Zelllumina werden oft durch Querbalken ausgesteift. Als specifisch mechanische Einrichtung ist von verschiedenen Autoren das zarte Gebälk der Caulerpen gedeutet worden. Die Intercellularräume vieler Nymphaeaceen etc. werden durch eigenartige, dickwandige „Haare“ vor Collaps bewahrt. Aehnliche Vorrichtungen liessen sich wohl auch bei den Gallen vermuthen. Querbalken mechanischen Gewebes habe ich zwar niemals den Hohlraum der Gallen durchziehen sehen, wohl aber scheinen mir verschiedene Haarbildungen im Innern von Beutelgallen u. a. den sternförmigen, mechanisch wirksamen Zellen gewisser Nymphaeaceen hinsichtlich der Function vergleichbar zu sein. Die in vielen „Köpfchengallen“ der Innenwand entspringenden Haare, welche in die Larvenhöhle hineinragen, sind zweifellos im Stande, der Galle Schutz gegen Druckwirkungen zu sichern. Die gleiche Function möchte ich für die Haare, die sich im Innern von Rollgallen finden, in Anspruch nehmen[1]. Die Trichome verhindern, dass die Galle gänzlich zusammengedrückt werde und die Thiere dabei ums Leben kommen, und halten andererseits der Luft den Zugang offen.

Mit neuen Formen der mechanischen Gallengewebe wird uns sicherlich die Untersuchung exotischer Gallen bekannt machen. — Die meisten unserer Gallen von morphologisch selbständigen Formen sind mehr oder weniger kugelförmig gestaltet. Der mechanische Mantel zeigt hinsichtlich der Form ebenso wenig

---

[1] Vergl. die Abbildung bei **Kerner** a. a. O. pag. 523.

Abwechslung, wie die Gallen selbst. Wenn wir anders geformte Gallen finden werden, wird auch der mechanische Mantel voraussichtlich in neuer Form sich uns zeigen. Ich kann hier nur auf eine blüthenkelchartige Galle von den Blättern der Hydrangea scandens aufmerksam machen, die Herr Dr. Neger in Chile reichlich gesammelt hat. Der mechanische Mantel hat (vergl. Fig. 17 *G*) die Form eines schlanken Hohlcylinders, der aussen durch zahlreiche parallel verlaufende Längsrippen in ähnlicher Weise versteift wird, wie es seit Schwendener's Untersuchungen [1]) für verschiedene Monocotyledonen bekannt ist. Neben dem gerippten Hohlcylinder liegen isolirte Gruppen mechanischer Zellen. — Ich möchte bemerken, dass auch in diesem Falle die mechanischen Gewebe ausschliesslich von Sclereïden gebildet werden.

E. Das Speichersystem.

„Alle jene Gewebe, deren Hauptfunktion in der Aufspeicherung von Stoffen besteht, welche späterhin zu Wachsthumszwecken oder überhaupt im Stoffwechsel Verwendung finden, bilden mitsammt den Wasserreservoiren das Speichersystem der Pflanze“. [2])

Für das Speichersystem der Gallen dürfen wir diese von Haberlandt gegebene Definition nicht unverändert übernehmen. Auch wir wollen zwar im Folgenden als Speichersystem alle diejenigen Gewebe zusammenfassen, in deren Zellen Wasser gespeichert oder ‚Baustoffe‘ wie Stärke, Eiweiss u. dergl. auf kürzere oder längere Zeit deponirt werden. In den Gallen erfolgt aber die Aufspeicherung der letzteren weit weniger zu Wachsthumszwecken als zum Zweck der Larvenfütterung. Es wird eben den Geweben der Galle eine ganz neue Aufgabe gestellt, von welcher der normal sich entwickelnde Organismus sozusagen nichts weiss. Dass die Gallen Gebilde sind, deren Ziel und Zweck die Wohlfahrt eines fremden Organismus und nicht die der Mutterpflanze ist, wird durch nichts uns drastischer veranschaulicht als durch das Speichergewebe.

Die Function eines Wasserreservoirs übernehmen oft die Epidermiszellen, die alsdann ausserordentlich weitlumig und plasmaarm werden. In ihrer neuen Function werden sie zuweilen (z. B. bei der Galle von Nematus Vallisnerii) von den ihr angrenzenden Zelllagen des Mesophylls unterstützt.

Ungleich grösser als ihre Bedeutung ist die der Nährstoffe führenden Gewebe der Gallen, — wir finden sie in den verschiedensten Ausbildungsformen, bald mehr, bald weniger scharf charakterisirt, bald reichlich, bald spärlich entwickelt; dass sie niemals ganz fehlen, liegt in der Natur der Sache begründet. Sie stellen somit das verbreitetste und wichtigste Gewebe der Gallen dar und beanspruchen als solches eine ausführliche Besprechung.

Die verschiedenen Formen der Speichergewebe lassen sich zwar nicht scharf classificiren, gleichwohl heben sich aus der Fülle der Erscheinungen bestimmte Typen hervor, die sich immer wieder bei den verschiedenartigsten Gallenformen wiederfinden. Nach ihnen wollen wir unsere nachfolgenden Mittheilungen ordnen.

Zunächst sind vielleicht noch einige allgemeine Bemerkungen am Platze.

---

[1]) Schwendener, „Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotyledonen“. — Ueber das „System des gerippten Hohlcylinders“, s. p. 60 Tab. V.

[2]) Haberlandt a. a. O. pag. 346.

Wenn irgend welche Gallengewebe oder der Inhalt ihrer Zellen den Gallenthieren zur Nahrung dienen soll, so müssen die betreffenden Zellen selbstverständlich den Thieren zugänglich sein. Das nährstoffreiche Gewebe wird also an der Oberfläche des gallentragenden Organs bezw. der Galle liegen, wenn die Gallenthiere an der Oberfläche der letzteren sich ansässig gemacht haben; sie müssen im Innern der Galle liegen, wenn die Gallenthiere eine allseits umschlossene Larvenkammer bewohnen. Die letztere wird alsdann von Speichergeweben ausgekleidet sein. — Ist die Larvenkammer von einem mechanischen Mantel umhüllt, so werden wir das Fütterungsgewebe innerhalb des letzteren zu suchen haben. Zur Ergänzung oder Einschränkung des Gesagten muss noch hinzugefügt werden, dass die Gallen oft auch Speichergewebe enthalten, welche ausserhalb der mechanischen Schicht liegen und welche ihren Bewohnern daher nicht direct zugänglich sind. Wir wollen im Folgenden diejenigen Gewebeschichten, welche den Gallenthieren ohne weiteres zugänglich und zur Verfütterung an diese bestimmt sind, als besondere Form des Speichergewebes auch mit einem eigenen Namen belegen und als „Nährgewebe“ bezeichnen.

Als „Nährgewebe“ kann in der Natur schliesslich jedes Gewebe Verwendung finden, dessen Gehalt an Eiweissstoffen den Bedürfnissen irgend welcher pflanzenfressenden Thiere genügt. Die Blätter unserer Bäume und Gemüsepflanzen sind „Nährgewebe“ für zahlreiche Raupen, Käfer, Schnecken u. s. w. Es muss daher bei der Definition unseres Begriffes besonderer Nachdruck auf die Function der Nährgewebe gelegt werden, welche ausschliesslich darin liegt, früher oder später von den Gallenthieren verzehrt zu werden. Zu dieser typischen Form des Nährgewebes, dessen functionelle Seite sich unschwer erkennen lässt, führen zahlreiche Formen, zu dereu Studium die niederen Gallen mit geringer histologischer Differenzirung reichliches Material liefern. Strenge Charakterisirung und weitgehende Anpassung an die Bedürfnisse der Gallenbewohner werden wir besonders bei den Cynipidengallen kennen lernen.

1. Nährepidermis und Nährhaare.

Die einfachste Form des Nährgewebes ist die Nährepidermis. Wenn sich Gallentiere auf der Oberfläche eines Pflanzenorgans ansiedeln, wird die Epidermis des letzteren meist zum Nährgewebe, ohne ihren anatomischen Charakter wesentlich zu ändern. Eine Nährepidermis finden wir bei vielen Phytoptus- und Blattlausgallen, die wir schon in mehr als einer Beziehung als einfach construirte Gallen zu bezeichnen hatten. Ihre Zellen zeigen formal keinen wesentlichen Unterschied vom gewöhnlichen Epidermiszellentypus. Leicht papillöse Ausbildung, die sich häufig beobachten lässt, gibt ebenfalls wenig Charakteristisches. Bei der Galle von Cecidomyia Ulmariae[1]) sind die einzelnen Zellen der Nährepidermis stark vorgewölbt, ihre Membranen erheblich verdickt[2]).

---

[1]) Hieronymus, a. a. O. pag. 183.

[2]) Das Nährgewebe verschiedener Cynipidengallen, das entwickelungsgeschichtlich sich von der Epidermis des Mutterorgans ableitet, hat weder topographisch, noch anatomisch mit den ursprünglichen Charakteren der Epidermis etwas gemeinsam. Von einer Nährepidermis in unserm Sinne kann bei derartigen Gallformen (vergl. Beyerinck, „Beobachtungen“ a. a. O. pag. 170) nicht die Rede sein.

Weit mannigfaltiger als die anatomischen Charaktere der Nährepidermis sind die **Nährhaare**, die an der Innenseite vieler Beutelgallen, bei Erineen u. a. vielfach auftreten. Der Gehalt an Stärke und eiweissreichen Substanzen macht ihre physiologische Bedeutung ohne Weiteres klar.

Die becherförmigen Haare des Ahornerineums (vergl. Fig. 20*a*) sind reich an Stärkekörnern und eiweissreichem Plasma, wir dürfen sie als Nährhaare bezeichnen[1]. — Einen anderen weit verbreiteten Typus vertreten die weitlumigen zartwandigen Haare in den Cephaloneongallen des Ahorns (vergl. Fig. 18), den Blattrandrollungen an Crataegus Oxyacantha u. a., bei welchen die Nährhaare zwischen anders gestalteten inhaltsarmen Haaren eingestreut zu finden sind. Kennzeichnend für Nährhaare dieser Art ist ihre breite Insertion (vergl. die Abbildung). — Die eigenartigen Nährhaare aus den Gallen von Cecidomyia Euphorbiae und Pemphigus spirothece sind von Küstenmacher[2]) beschrieben worden. Die der erstgenannten Galle sind durch ihre flaschenähnliche Form auffällig.

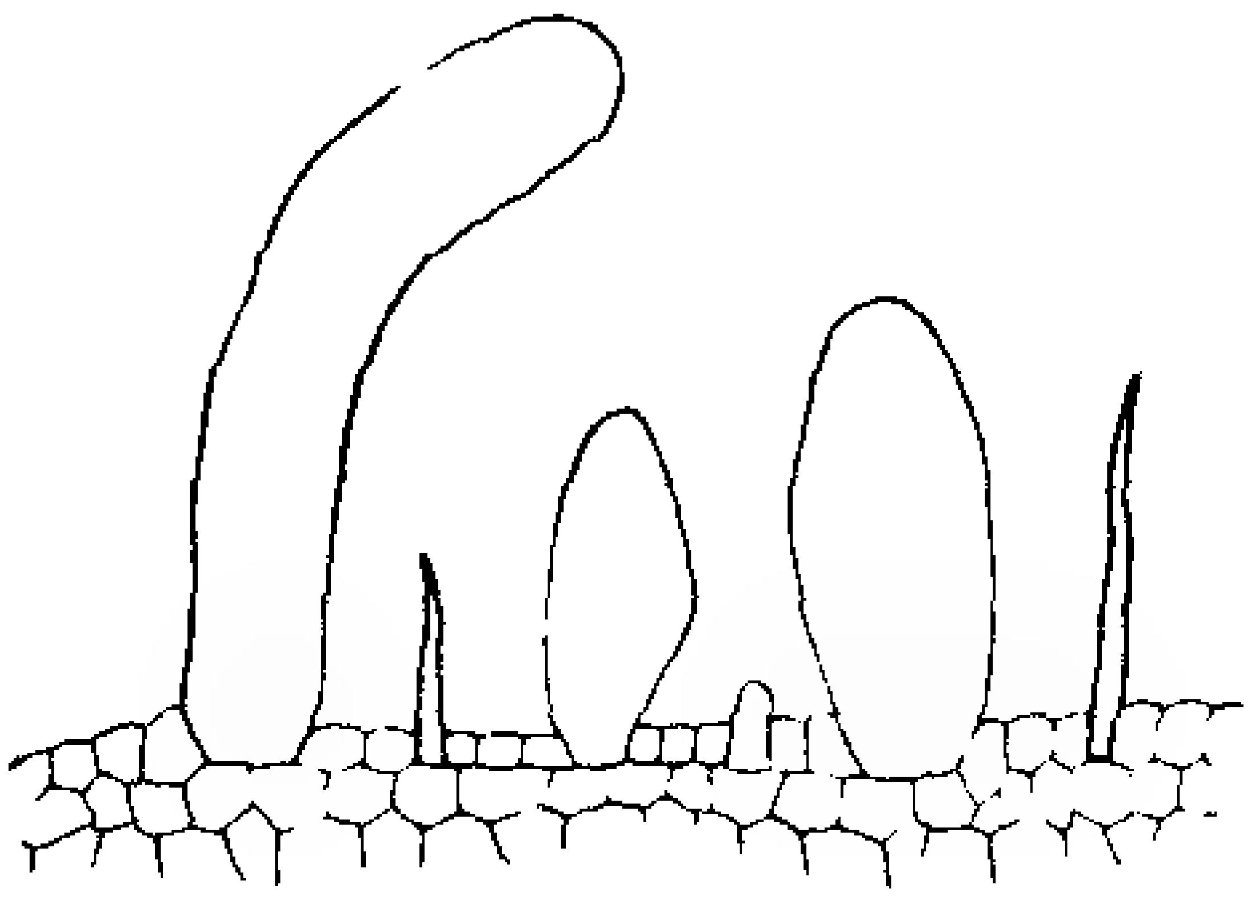


Fig. 18. Nährhaare aus einer Cephaloneongalle (Acer.)

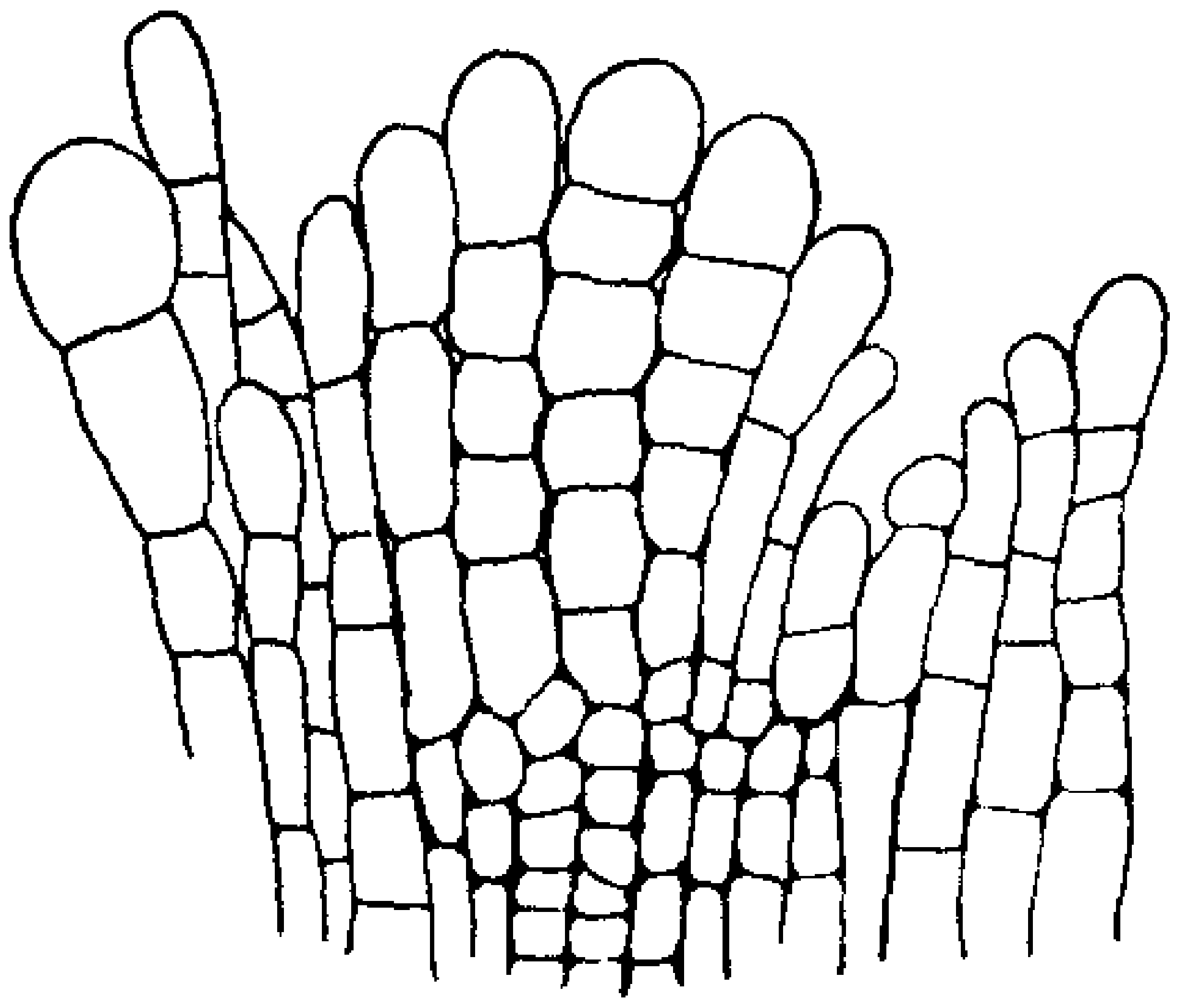


Fig. 19. Theil des Nährgewebes der Galle von Nematus gallarum.

Nährhaare von minder scharf charakterisirter Form finden wir in den Gallen der ulmenbewohnenden Aphiden u. a. m.

2. Nährparenchym.

Als Speicherparenchym bezw. Nährparenchym will ich alle diejenigen nährstoffreichen Gallengewebe zusammenfassend bezeichnen, welche stets im Innern der Galle liegen.

Als auffallende Form des Nährparenchyms nenne ich zunächst das „**Riesenzellenparenchym**“, das bei einigen wenig differenzirten Gallen zur Ausbildung kommt. In der Fenstergalle des Ahorns, der Blasengalle des Viburnum Lantana, die der mechanischen Gewebe entbehren und welche ausschliesslich durch Vergrösserung der vorhandenen Zellen zu Stande kommen — finden

---

1) Filzgallen mit ähnlich becherförmigen Haaren, welchen auch gleiche Functionen wie dem genannten Trichomrasen zukommen dürfte, scheinen in anderen Florengebieten häufig zu sein. Zahlreiche Formen dieser Art hat Neger beschrieben („Ueber einige durch Phytoptus hervorgebrachte gallenartige Bildungen“. Verhandl. d. D. wiss. Ver. Santiago Bd. III, 1895, pag. 149).

2) a. a. O. pag. 154, 167, Tab. X, Fig. 43, 44.

sich enorm vergrösserte Palissadenzellen, die sich an ihrer Zartwandigkeit und ihrem Eiweissreichthum als Speicher- und Nährzellen erkennen lassen. Im Lauf des Sommers werden sie nach und nach von den Larven aufgezehrt.

Ungleich interessanter ist das Speicher- und Nährparenchym der hoch organisirten Kammergallen. Die Speicherzellen sind bei ihnen meist völlig isodiametrisch geformt und zu mächtigen, zuweilen auch in hohem Grade regenerationsfähigen Geweben vereinigt1). Zuweilen sind die Zellen zu trichomähnlichen Reihen verbunden, oder zu callusartig vorquellenden Complexen vereinigt (vergl. Fig. 19), oft lösen sich die Zellen der innersten Nährgewebeschicht ab und haften als lose Kugeln, als isolirte Nährzellen an der Wand der Larvenkammer (z. B. Nematus gallarum).

Die Form dieser Nährgewebe ist zumeist die eines Kugelmantels. Sie schliessen sich dem mechanischen Mantel an und folgen ihm in seiner Form. Eine nähere Erörterung dürfte sich daher an dieser Stelle erübrigen. — Von grosser Bedeutung ist die Thatsache, dass bei vielen hoch organisirten Gallen auch ausserhalb des mechanischen Mantels sich typisches Speicherparenchym vorfindet (z. B. bei der Galle von Neuroterus laeviusculus u. a. Linsengallen der Eiche). Sein Inhalt wird bei Bedarf in gelöstem Zustand durch die tüpfelreichen mechanischen Zellen geleitet und jenseits derselben in Form von Eiweiss den Larven zugänglich gemacht.2)

Die Form der Nährparenchymzellen ist, wie gesagt, meist isodiametrisch. Gestreckte, schlauchförmige Nährzellen treten beispielsweise in der Galle von Neuroterus lenticularis auf. Die Zellen des „secundären Nährgewebes“ der Linsengalle, der Foliigalle u. a. leiten sich von den mechanischen Zellen ab, welche nur einseitig verdickt sind und während der Herbstphase der Gallen durch nachträgliches Flächenwachsthum ihrer zart gebliebenen Membrantheile zu grossen weitlumigen Nährzellen werden. Bereits im vorigen Abschnitt haben wir über diesen eigenartigen Functionswechsel alles Nötige mitgetheilt.

Der Inhalt der Speicherzellen ist ein verschiedener und verdient besondere Beachtung. — Die Zellen der innersten Gewebeschicht, welche die Larvenhöhle auskleidet und das Nährparenchym darstellt, enthält regelmässig ein trübes Plasma und oft zahlreiche Fetttröpfchen. Wir bezeichnen dieses Gewebe als Eiweissschicht.

Stärke ist in Gallen jeder Art weit verbreitet. Die Pilzgallen, sowie die primitiven Thiergallen enthalten in allen ihren Theilen reichliche Stärkemengen,

---

1) Ueber die Galle von Aulax Hieracii siehe Beyerinck, „Beobachtungen“ a. a. O. pag. 47. — Ueber die Galle von Nematus Vallisnerii vergl. Frank, a. a. O. pag. 201.

2) Es ist schon wiederholt die Vermuthung ausgesprochen worden, dass die Bildung der Gallen ein für die Mutterpflanze zweckmässiger Vorgang sei, da hierbei die thierischen Eindringlinge und Schädlinge eingekapselt, isolirt und unschädlich gemacht würden. Diese Behauptung ist wohl nicht stichhaltig. Die widerstandsfähigsten Gewebe, die als geeignet zum Einkapseln erscheinen könnten, sind die mechanischen. Aber wenn uns schon die Existenz der Larven selbst beweist, dass diese festen Gewebe für Luft in hohem Grade durchlässig sein müssen, so lehrt die im Text erwähnte Stoffwanderung, dass von einer Einkapselung und Isolirung der Gallenthiere durch feste Gewebe nicht wohl die Rede sein kann.

die von Erineen überzogenen Blatttheile und die Erineenhaare selbst sind mehr oder weniger stärkereich. Bei den hoch organisirten Gallen — besonders den Cynipidengallen — bleibt einer besonderen, oft scharf umgrenzten Schicht die Function des Stärkespeicherns vorbehalten. Wir nennen sie kurzweg die Stärkeschicht. Sie folgt stets nach aussen auf die Eiweissschicht.

Als dritter, für die Histologie der Gallen wesentlicher Inhaltsbestandtheil, der in bestimmten Zellen gespeichert wird, sind die von Hartwich[1]) eingehend beschriebenen „Ligninkörper" zu nennen. Sie sind bisher nur bei wenigen Gallen und zwar nur bei Eichengallen gefunden worden. Hartwich gibt sie für die Infectoriagalle, für die von Cynips lignicola und ferner noch für eine texanische Galle auf Quercus virens an. — Der Name, der von Hartwich den in Rede stehenden Körpern gegeben worden ist, deutet bereits an, dass man in diesen kugeligen oder eiförmigen, gelblich getönten Körpern Lignin vermuthet hat. Hartwich folgert den Ligningehalt aus den Reactionen, die man mit Phloroglucin plus Salzsäure und anderen sogenannten Ligninreagentien erhalten kann. Die Richtigkeit dieser Angaben muss ich zwar zugeben, gleichwohl möchte ich an der Berechtigung des von Hartwich gezogenen Schlusses zweifeln. Die „Ligninkörper" sind zweifellos Nährkörper; in denjenigen Exemplaren der Tinctoria-(Infectoria)-Galle, die von ihren Bewohnern schon verlassen waren, fand ich keine Spur von Ligninkörpern mehr vor. Sie waren offenbar restlos von den Insecten aufgezehrt worden. — Alles, was wir bisher über die biologische Bedeutung des räthselhaften Ligninstoffes wissen, macht aber die Existenz von Nährkörpern, die mit Holzstoff imprägnirt sind, im höchsten Grade unwahrscheinlich. Ueberdies haben wir allen Grund — und besonders in so ungewöhnlichen und unsicheren Fällen, wie dem vorliegenden — gegen die Zuverlässigkeit der Ligninreactionen skeptisch zu sein. Wir wissen aus Czapek's[2]) Untersuchungen, dass selbst die bisher als besonders zuverlässig betrachteten Reagentien — das Phloroglucingemisch u. a. — mit Körpern der verschiedensten chemischen Zusammensetzung die charakteristischen Farbreactionen geben, und dass das Eintreten der letzteren auf Gegenwart und Abwesenheit von „Hadromal" keine zwingenden Schlüsse gestattet. Mit Phloroglucin und Salzsäure färben sich verschiedene Alkohole, Säuren, Phenole, verholzte Membranen ebenso wie Asa foetida und gewisse Harze[3]) gleichermassen kirschroth. — Dass die „Ligninkörper" diesen Namen mit Recht führen, ist chemisch nicht bewiesen und aus biologischen Gründen mir unwahrscheinlich. Es wäre wünschenswerth, dass diese interessanten Körper einer neuen chemischen Untersuchung unterzogen würden. —

Für unsere anatomischen Fragen ist von Interesse, dass die Ligninkörper als Auflagerungen der Zellmembranen zu Stande kommen[4]). Es scheint nicht ausgeschlossen, dass wir es mit einer eigenartigen Form der Reservecellulose bei ihnen zu thun haben. Ueber die mikrochemischen Reactionen der Körper verweise ich auf Hartwich's citirte Abhandlung, zwischen gekreuzten Nicols erweisen sie sich als doppeltbrechend.

---

[1]) „Ueber Gerbstoffkugeln und Ligninkörper in der Nahrungsschicht der Infectoriagalle". Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. III pag. 146.

[2]) Czapek, „Ueber die sog. Ligninreactionen des Holzes", Zeitschr. f. physiolog. Chemie Bd. XXVII, 1899, pag. 141.

[3]) Schellenberg, „Beiträge zur Kenntniss der verholzten Zellmembran", Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXIX pag. 249.

[4]) Vergl. Hartwich a. a. O. Tab. XI, Fig. 12, 13, 14.

In den Gallen von Cynips tinctoria und C. lignicola sind die Ligninkörper auf eine bestimmte, scharf umgrenzte Gewebeschicht beschränkt, die wir provisorisch als Ligninkörperschicht bezeichnen können.

Hinsichtlich der Gerbstoffkugeln, die im Speichersystem mancher Gallen eine bisher wenig erforschte Rolle spielen, verweise ich wiederum auf Hartwich's genannte Arbeit.

Die Eiweissschicht — stets das innerste von allen Gallengeweben — ist das Nährgewebe par excellence. Die Stärkeschicht stellt ein Speichergewebe dar, dessen Inhalt erst nach seiner Umsetzung in Eiweiss von den Gallenthieren verzehrt wird. Aus dem Speichergewebe der Stärkeschicht wird nach und nach unter gleichzeitiger chemischer Umwandlung ihres Inhalts ein secundäres Nährgewebe, eine secundäre Eiweissschicht. – Hinsichtlich ihrer Lage lässt die Stärkeschicht eine zweifache Form ihrer Ausbildung erkennen: sie liegt entweder ausserhalb des mechanischen Mantels (z. B. bei den Linsengallen der Eiche) oder innerhalb derselben. Die letztere Form ist die häufigere, daneben fehlt es nicht an Gallen, deren Stärkeschicht theils ausserhalb, theils innerhalb des mechanischen Mantels liegt.

Wenn das Nährmaterial als Stärke zur Ablagerung kommt, so ist der Grund hiervon offenbar raumökonomischer Natur. Stärke beansprucht geringeres Volumen als etwa Eiweiss und in einer Galle von gegebenem Umfang kann in Form von Stärke mehr Nährmaterial zur Speicherung gebracht werden als in Form von Eiweiss. Besonders wichtig ist dieser Umstand, wenn der gesammte Vorrath an Nährmaterial innerhalb des mechanischen Mantels deponirt werden, und die Gallenrinde, welche der Besiedelung durch fremde Insecten ausgesetzt ist, stärkefrei bleiben soll. Desgleichen gewinnen diese raumökonomischen Principien bei denjenigen Gallen Bedeutung, die isolirt vom Mutterorgan ihren endgültigen Reifezustand erreichen und während der letzten Phase ihrer Entwickelung von jeder neuen Nährstoffzufuhr seitens der Mutterpflanze abgeschnitten sind.

Die „Ligninkörperschicht“ liegt zwischen Eiweiss- und Stärkeschicht. Sie scheint direct, d. h. ohne vorherige Umwandlung ihres Inhaltes in Eiweiss als Nährgewebe zu dienen.

F. Das Leitungssystem.

Zwischen den Gallen und den Leitungsbahnen der sie tragenden Pflanzenorgane bestehen unverkennbare Beziehungen. Bei vielen blattbürtigen Gallen kann man sich leicht davon überzeugen, dass die Nerven bezw. das in ihrer Nähe gelegene Gewebe das eigentliche Centrum ihrer Bildung darstellen. Viele Gallen (Andricus ostreus, Diplosis botularia, Hormomyia fagi u. v. a.) entstehen nur auf den Nerven. Der grosse Aufwand an Nährstoffen, den jede Gallenbildung nothwendig macht, erklärt diese Wahl. Von allen mir bekannten Gallen ist die von Hormomyia fagi die einzige, auf deren Ausbildung ihre Stellung zu den Leitungsbahnen des gallentragenden Pflanzenorgans von bestimmendem Einfluss ist. Alle Gallen dieser Art sind bilateral symmetrisch. Die dem Hauptnerven bezw. dem Blattgrund zugewendete Seite ist stets üppiger entwickelt als die andere Hälfte, so dass die Galle sich jedesmal dem Blattrand oder der Blattspitze zuneigt. Offenbar ist der Zufluss von Wasser und von Nährstoffen der Grund dieser ungleichen Ausbildung. —

Ueber die leitenden Gewebe der Gallen ist wenig zu sagen.

Die einzelnen Zellelemente der Gallengefässbündel zeigen keine Abweichungen vom normalen. Die Gefässe fallen zuweilen durch ihre Englumigkeit auf.

Der Bau der einzelnen Gefässbündel gleicht ebenfalls im Allgemeinen dem normalen. Als Ausnahmen sind bisher nur die Megaptera- und Albopunctatagalle bekannt, die nach Beyerinck[1]) concentrische Gefässbündel besitzen.

Die Anordnung der Gefässbündel im Gallenkörper ist eine verschiedene. Meist sind sie in einen Kreis gestellt, wie in den normalen Achsentheilen der Dicotyledonen und kehren dabei den Xylemtheil der Larvenhöhle, den Phloëmtheil der Aussenseite der Galle zu. In seltenen Fällen (Galle von Aphilotrix malpighii)[2]) erscheinen die beiden Theile des Gefässbündels in entgegengesetzter Orientirung. Den doppelten Gefässbündelring der Galle von Pemphigus cornicularis hat Courchet[3]) durch eigenartige Faltungs- und Verwachsungsvorgänge am gallentragenden Organ erklärt.

Wo eine mächtige Gallenrindenschicht zur Entwickelung kommt, bilden die Gefässbündel in ihr oft ein engmaschiges, zartes Netz. —

Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass die leitenden Gewebe in den Gallen ziemlich schwach entwickelt sind. Der gallenerzeugende Organismus unterdrückt ihre Ausbildung — gleichviel ob es sich um gallenbildende Pilze oder Thiere handeln mag. — Ausnahmen von dieser Regel fehlen natürlich nicht: in den von Aulax Hieracii erzeugten Stengelanschwellungen werden secundäre Bündel im Mark angelegt; eine reiche Ausbildung des Gefässbündelsystem finden wir in dem unteren Wulst der Galle des Pemphigus utricularius[4]) u. a. m.

G. Secretionsorgane und Secretbehälter.

Die secernirenden oder secretführenden Zellen der Gallen werden entweder mehr oder weniger unverändert von dem gallenliefernden Organ der Mutterpflanze übernommen oder entstehen erst durch den gallenerzeugenden Reiz.

Die Oellücken von Artemisia campestris, deren Cecidomyidengalle Küstenmacher[5]) untersucht hat, „verhalten sich bei der Gallenbildung durchaus passiv". Die Secretschläuche des Ruppiagewebes fand Goebel[6]) auch in den auf Ruppia erzeugten Myxomycetengallen wieder. Wesentliche Veränderungen der Secretzellen scheinen nicht aufzutreten.

In anderen Fällen verursacht der Gallenreiz eine Vermehrung der secernirenden Zellen oder Organe. Bekannt ist der auffällige Reichthum der oft genannten Aulaxgalle an Milchröhren. Ueberaus reichlich von Harzgängen durchsetzt ist die Wandung der Galle von Pemphigus utricularius. In einigen unbestimmten Eucalyptusgallen, die ich dem Münchener Herbarium entnehmen durfte, waren die Secretlücken enorm vermehrt.

---

[1]) „Beobachtungen" a. a. O. pag. 128.

[2]) Beyerinck, a. a. O. pag. 129.

[3]) Courchet, Etude sur le groupe des Aphides et cu particulier sur les pucerous du Thérébinthe et du Lentisque. Montpellier 1878. — Vergl. die Referate im Botan. Centralbl. Bd. I, 1880, pag. 125.

[4]) Auch für diese Galle gibt Courchet (a. a. O.) einen doppelten Gefässbündelring an. Ich kann seine Angaben in diesem Punkte nicht bestätigen.

[5]) a. a. O. pag. 153.

[6]) „Tetramyxa parasitica", Flora 1884, Bd. 67, pag. 519.

Entgegengesetzte Wirkung des Gallenreizes finden wir bei einer Phytoptusgalle. Die typische Ausbildung der secernirenden Zellen der Blattdrüsen von Populus tremula unterbleibt nach Thomas[1]), wenn diese von Gallmilben heimgesucht werden. —

Wenn wir von den Zellen der Nährepidermis und des Nährparenchyms, welche häufig secerniren, absehen, so bleiben uns nur wenige Fälle zu besprechen übrig, in welchen durch den gallenerzeugenden Reiz secernirende Zellen entstanden wären.

Die Secretbehälter, welche als Gerbstoffschläuche bezeichnet werden können, sind bei vielen Eichengallen zu einem oft mächtigen, scharf charakterisirten Gewebe vereinigt, das durch seine chemischen Eigenschaften als Schutzschicht zu wirken im Stande ist, indem sein Gehalt an Gerbstoff pflanzenfressende Thiere sowie fäulnisserregende Mikroorganismen von der Galle fernhält.

Secernirende Oberflächenzellen, die nichts mit der Ernährung der Gallenthiere und mit dem Nährgewebe zu thun haben, hat Hieronymus[2]) an der auf Quercus pubescens von Cynips argentea erzeugten Galle beobachtet. Der an der Aussenfläche dieser allseits geschlossenen, hoch organisirten Kammergalle secernirte Nektar lockt nach Hieronymus Ameisen an, welche die Gallen gegen Raupen und Schnecken zu schützen vermögen. Aehnliche Verhältnisse zeigt die Galle des Andricus Sieboldii. — Besondere Secretionsorgane konnte ich bei einer Untersuchung der Argenteagalle bisher nicht finden.[3])

Die Function des epithemähnlichen Organes, das ich bei einer Cynipidengalle von Quercus Wislizeni fand (vergl. Fig. 12 *E*), konnte ich bei Untersuchung der getrockneten Galle leider nicht ermitteln. —

Mit einigen Worten über die Krystalle der Gallen möchte ich diesen Abschnitt beschliessen.

Im Allgemeinen scheinen Vandevelde's Angaben[4]) über den verhältnissmässig geringen Gehalt der gallentragenden Blätter an Calciumoxalat auch für die Gallen selbst zu gelten. Dass Krystalle gänzlich fehlen, scheint andererseits selten zu sein. In keiner Gruppe von Gallen habe ich sie vermisst.

Ueber den Krystallgehalt der Gallengewebe im Vergleich zu dem der normalen Pflanzentheile sind in der Litteratur zahlreiche zerstreute Angaben zu finden, die zu vergleichen oder zu ergänzen ich für überflüssig halte. Nur einige anatomische Einzelheiten mögen hier Erwähnung finden.

---

1) „Beschreibung neuer oder minder gekannter Acarocecidien (Phytoptusgallen)“. Nova Acta Kgl. Leop.-Carol. Acad. d. Naturf. Bd. XXXVIII, 2, 1876, pag. 270, 271.

2) „Gallen aus Südamerika und Italien“, Zeitschr. f. Entomologie Bd. XVII, 1892.

3) Material von dieser seltenen Cynipidengalle verdanke ich der Güte des Herrn Dr. v. Schlechtendal. — Gallen mit stark secernirender Oberfläche sind nicht selten, ich verweise auf die Galle von Cynips Mayri, auf die „Barsorahgallen“ (Hartwich, Archiv d. Pharmacie 1883, pag. 829) u. a.

4) „Bydrage tot de physiologie der gallen: het aschgehalte der aangetocte bladeren.“ Bot. Jaarb. Dodonea, 1896, Bd. VIII, p. 102.

Eine besonders krystallreiche Gewebeschicht gibt **Küstenmacher**[1]) für die Gallen von Cynips Hedwigia an. Eine ähnliche Concentration des Krystallgehaltes lässt sich bei der Galle von Hormomyia fagi beobachten. An der Grenze zwischen der grosszelligen äusseren Gewebeschicht und der kleinzelligen äusseren Gewebeschicht und der kleinzelligen inneren finden sich zahlreiche, mässig grosse, polyedrische Zellen, die durch überaus feine Quermembranen gefächert sind. In jedem Fach liegt je ein Einzelkrystall. Alle krystallführenden Zellen liegen in gleichem Abstande von der Gallenoberfläche.

Am sog. Gallenboden der Verrucosagalle, d. h. an der Grenze des Gallengewebes und der normalen Gewebeschichten, sind die krystallhaltigen Zellen ebenfalls zu einer besonderen Krystallschicht vereinigt.[2])

Krystallführende Zellen, die zu radial verlaufenden Reihen vereinigt sind, habe ich bei verschiedenen Cynipidengallen angetroffen (Tinctoriagalle u. a.).

Ein besonderer Abschnitt des **Haberlandt**'schen Handbuches[3]) bleibt der Besprechung derjenigen Gewebe und Organe vorbehalten, welche sich keinem der allgemein verbreiteten Systeme unterordnen lassen. Die mannigfaltigen Formen, die als specielle Anpassungen bestimmter Pflanzengruppen oder -Arten aufzufassen sind, kommen in diesem Capitel zur Sprache. Wir erfahren dort Näheres über die Haftorgane, über die „Bewegungsgewebe“, Flugorgane und hygroskopischen Apparate u. s. w.

Es frägt sich nun, ob vielleicht auch bei den Gallen sich noch besondere Gewebe finden lassen, deren Functionen sie den soeben erwähnten Geweben normaler Pflanzentheile vergleichbar machen. —

In der Anatomie der Früchte spielen die hygroskopischen Gewebe und Zellen eine grosse Rolle. Auf die Aehnlichkeit zwischen Früchten und Gallen ist nachgerade schon so häufig hingewiesen worden, dass man sich vielleicht versucht fühlen könnte, auch anatomische Uebereinstimmungen zwischen diesen und jenen vorauszusetzen.

Hygroskopische Gallengewebe sind mir trotz vielen Suchens bisher nicht aufgefallen. Dieser Mangel ist meines Erachtens um so auffälliger, als auch für die Gallen ähnlich wie für die Kapselfrüchte u. s. w. ein Oeffnungsmechanismus nicht überflüssig zu sein scheint. — In vielen Fällen bahnt sich das Gallenthier in der Weise einen Weg durch die Gallenwand, dass es sich buchstäblich hindurchfrisst. Dieser Modus ist der verbreitetste. Complicirter sind die Vorgänge an denjenigen Gallen, welche mit einem Deckel sich selbstthätig öffnen.[4])

Hier bedingt vermuthlich zur Zeit der Gallenreife die unmittelbare Nachbarschaft von stark schrumpfendem, zartwandigem Parenchym und sclerosirten Geweben, die auch bei starkem Wasserverlust der Galle ihr Volumen nahezu unverändert beibehalten, dieselben Spannungen und Zerreissungen, wie sie für die von ihrem Substrat sich ablösenden Gallen bereits nachgewiesen sind. — Wir machen hierbei mit einer neuen Function der mechanischen Gewebe Bekanntschaft,

---

1) a. a. O. pag. 123.

2) **Küstenmacher**, a. a. O. pag. 127.

3) a. a. O. pag. 459.

4) Vergl. d. Abbildung bei **Kerner** a. a. O. pag. 532.

deren Hauptaufgabe wir in der Festigung des Gallenkörpers oben bereits erkannt haben. —

Sogenannte „passive Bewegungsgewebe“, welche zur Verbreitung der Gallen durch Wind oder Wasser dienen könnten, sind bisher noch nicht bekannt geworden. Dass solche existiren und dass die Untersuchung der ausländischen Gallenformen uns Anpassungen dieser oder ähnlicher Art kennen lehren wird, scheint mir durchaus nicht unwahrscheinlich. Das leichtbeschwingte Volk der Gallwespen und Gallfliegen bedarf zwar keiner Unterstützung seitens der Pflanze, um sich eine möglichst weite Verbreitung der Species zu sichern. Wohl aber liesse sich annehmen, dass den verhältnissmässig schwerfälligen Gallmilben, Blattläusen u. s. w. eine besondere Ausbildung von Flug- oder Schwimmorganen, von Haft- oder Hakenvorrichtungen, welche der Verbreitung durch höhere Thiere Vorschub leisten würden, von Vortheil sein könnte.

Fragen dieser Art lassen sich naturgemäss nur andeuten, so lange aus den Tropen, die in ihrem unbegrenzten Gestaltenreichthum zweifellos auch Gallen mit bisher unbekannten Eigenschaften bergen, dem Cecidiologen so gut wie nichts bekannt geworden ist.

III. Capitel.

Vergleichende Betrachtungen über normale und pathologische Gewebe. — Theoretisches.

Wir haben die anatomische Struktur der Gallen in dem bisher Gesagten bereits nach verschiedenen Gesichtspunkten hin erörtert: wir haben uns den Unterschied zwischen histologisch einfachen und complicirten Gallenformen klar gemacht und in Beziehung zu entwickelungsgeschichtlichen Beobachtungen gebracht, wir haben ferner die gallenbildenden Pflanzengewebe auf die verschiedenen Umbildungen hin betrachtet, die sie bei der Gallenbildung erfahren, und haben schliesslich die verschiedenartigen Gewebe, die sich in den fertigen Gallen unterscheiden lassen, und ihre physiologischen Functionen eingehend studirt. Das vorliegende Capitel soll einem Vergleich der normalen Pflanzenzellen und -Gewebe mit den abnormen, aus welchen die Gallen sich zusammen setzen, gewidmet sein.

Bestehen die normalen Pflanzengewebe und die Gallen aus den nämlichen Bausteinen, aus gleichwerthigen Geweben, oder enthalten die Gallen irgend welche Elemente, die als „neu“, d. h. der Mutterpflanze als fremd, zu bezeichnen sind? — Mit diesen Fragen wollen wir uns im Nachfolgenden beschäftigen.

Ist es nach unseren bisherigen Erfahrungen den Organismen überhaupt möglich, etwas ihnen Fremdes, etwas von ihrer „normalen“ Struktur principiell Verschiedenes zu produciren? Die Frage ist zu bejahen. Zoologischerseits ist der bedeutsame Nachweis derartiger Fähigkeiten mit überzeugender Deutlichkeit erbracht worden.

Herbst gelang es[1], die Entwickelung von Seeigeleiern in völlig abnorme Bahnen zu lenken, wenn sie in noch ungefurchtem Zustande oder auf frühen Furchungsstadien in Seewasser gebracht wurden, welchem geringe Mengen eines Lithiumsalzes beigemischt waren. Der Gehalt an Lithium übte auf das Plasma der Eizellen einen eigenthümlichen Reiz aus, welcher zur Bildung von Echinidenlarven führte, die hinsichtlich ihres Entwickelungsganges und ihres anatomischen Baues von dem normalen Pluteus durchaus verschieden waren.

Durch geeignete Modification der Lebensbedingungen lässt sich also der Organismus in der That zur Bildung etwas ihm „Neuen“ nöthigen. Die Möglichkeit einer solchen Produktion besteht also, sie ist durch Herbst unzweifelhaft nachgewiesen. Vom pflanzlichen Plasma werden wir mit gutem Recht dieselben Eigenschaften erwarten dürfen, welche durch die soeben erwähnten Versuche mit Echiniden für das thierische nachgewiesen worden sind.

Fragen wir nun nach analogen Erfahrungen der Pflanzenphysiologen, so wird zunächst an Hegler's Experimente an den Blattstielen von Helleborus niger zu erinnern sein. Ueber die durch starken mechanischen Zug in den Stielen der genannten Pflanze künstlich erzeugten Veränderungen theilt Pfeffer[2]) unter anderem Folgendes mit: „So fehlen bekanntlich im Blattstiel von Helleborus niger normaler Weise Bastfasern, welche bei besagter Behandlung auftreten und bei starkem Zuge so reichlich werden, dass sie mächtige Sicheln um den Weichbast bilden. Gleichzeitig stellen sich in diesem Objecte formell ähnliche Sclerenchymfasern auf der Innenseite des Xylems ein und auch vermehrte Collenchymbildung trägt ausserdem zur Verstärkung der mechanischen Systeme bei.“ — Eine ausführliche Publication über diese Versuche hat Hegler meines Wissens bisher noch nicht veröffentlicht.

Die von Pfeffer kurz besprochenen Resultate Hegler's sind oft citirt worden und auch von Herbst[3]) als Beispiel dafür heran-

---

1) „Experimentelle Untersuchungen über die veränderte chemische Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere. I. und II.“ — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55. — Mittheil. aus d. Zool. Station zu Neapel Bd. XI.

2) „R. Heglers Untersuchungen über den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen.“ Sitzungsber. d. Sächs. Ges. der Wiss. 1891, p. 639.

3) „Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie u. s. w.“ a. a. O. p. 739.

gezogen worden, dass durch abnorme Ansprüche an ein Pflanzenorgan Gewebearten in diesem erzeugt werden können, die unter normalen Umständen nicht gebildet werden. Die Richtigkeit der Hegler'schen Angaben kann ich jedoch nicht bestätigen. Ich habe eine grosse Anzahl von Blattstielen der genannten Pflanze auf ihre mechanischen Gewebe hin untersucht und bei vielen Exemplaren — wenigstens im unteren Theile der Blattstiele — sowohl auf der Holzseite als auch auf der Bastseite unscheinbare Rudimente mechanischer Gewebe nachweisen können. Die Belege mit Bastfasern sind äusserst schwach entwickelt, liessen sich stets nur an einigen der Gefässbündel des Blattstieles auffinden und waren nicht selten auf eine einzige, mässig verdickte, aber stark verholzte Faser reducirt. Die Spärlichkeit der mechanischen Zellelemente ist für uns ohne Interesse, das Wichtigste liegt darin, dass sie vorhanden sind. Dass selbst so schwach ausgebildete Gewebe durch allmählich gesteigerte Inanspruchnahme sich dermassen fördern lassen, wie die interessanten Versuche Hegler's es darthun, ist gewiss ein bedeutsames Resultat, für die uns beschäftigende Frage aber durchaus belanglos. Es wird, wie ich glaube, nicht angängig sein, die im Blattstiel von Helleborus niger hervorgerufenen Gewebeveränderungen als künstliche Erzeugung „neuer“ Gewebearten ins Feld zu führen.

Uebrigens ist auch Nestler bereits bei Untersuchung der Helleboreenanatomie zu ähnlichen Resultaten gelangt wie ich: „In der Mitte des Stieles werden einige wenige Sclerenchymfasern auf der Holzseite, also gegen das Mark gekehrt, angetroffen, auf der Bastseite dagegen keine, sowohl bei den grossen als auch bei den kleinen Bündeln“. [1])

Die künstliche Erzeugung eines neuen Organes hat Haberlandt an Conocephalus ovatus, an dem er in Java Versuche anstellte und anstellen liess, zu erreichen geglaubt [2]). Aus seinen Mittheilungen ersehen wir, dass nach Zerstörung der normalen Blatthydathoden durch Ueberpinselung mit 0,1 proc. alkoholischer Sublimatlösung neue Organe entstanden, die als Hydathoden functionirten und mit den normalen, ursprünglichen Hydathoden keinerlei Aehnlichkeit besassen. Die Abbildung [3]) der künstlich erzeugten Hydathode zeigt ein dichtes Büschel langer, schlauchförmiger Haare.

---

1) Nestler, „Der anatomische Bau der Laubblätter der Helleboreen“. Nova Acta d. Leop.-Carol. Akad. Bd. 61, pag. 13.

2) Haberlandt, „Ueber experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs an Conocephalus ovatus Tréc.“ Festschr. f. Schwendener, 1899, pag. 104.

3) a. a. O. pag. 110.

Die Angaben des Autors weisen nach meiner Ansicht in allen Stücken darauf hin, dass wir die „Ersatzhydathoden“ keineswegs als neue Organe von weitgehender theoretischer Bedeutung, sondern lediglich als eigenartige Callusbildungen anzusprechen haben. Die kurze Lebensdauer dieser Organe, die ihrer Entstehung sehr bald folgende Wundkorkbildung, auch die Form der einzelnen Zellen scheint mir nicht zu Gunsten der Haberlandt'schen Deutung zu sprechen [1]).

Die Ergebnisse der pflanzenphysiologischen Forschung sind insofern negativer Natur, als es bisher nicht gelungen ist, durch geschickte Modification der Lebensbedingungen, durch äussere Eingriffe irgend welcher Art pflanzliche Organismen zur Bildung „neuer“ Zell- oder Organformen zu zwingen. Wohl kann im quantitativen Sinne das vorhandene Zellen- und Gewebematerial weitgehend beeinflusst werden, aber „neue“ Gewebearten entstehen zu lassen, ist dem Experimentalphysiologen bisher nicht gelungen.

Gelingt der Natur vielleicht, was für Laboratoriumsversuche bisher unerreichbar geblieben ist? Geben uns vielleicht die Gallen näheren Aufschluss darüber, ob der pflanzliche Organismus auf bestimmte Eingriffe von aussen mit Bildung neuer Formen antworten kann? Die Mannigfaltigkeit der Gallenformen macht fast im Voraus schon eine bejahende Antwort auf diese Frage wahrscheinlich.

Die verschiedenen Forscher haben zu diesem Problem verschieden Stellung genommen.

Goebel spricht sich in seiner „Organographie“ [1]) dahin aus, dass bei den Gallen weder morphologisch etwas Neues zu Stande kommt, noch „neue, sonst in der Pflanze nicht vorkommende Gewebebestandtheile.“ — „Neu ist nur die Combination des der Pflanze Möglichen; die Eigenschaften, welche combinirt werden, bleiben dieselben wie die Stücke, welche die wechselnden Bilder des Kaleidoskops liefern. Mittelbildungen zwischen zwei Organen entstehen dabei sehr häufig. . . .“ — Goebel äussert sich jedoch nicht ohne Vorbehalt: eine Anmerkung bringt folgenden Zusatz: „Uebrigens fanden sich Zellformen, die bei ungestörter Entwickelung nicht vorhanden sind, namentlich auch bei Haarbildungen der „Erineum“-Gallen. Diese durch Milben verursachten Haarbildungen stehen gleichfalls im Dienste des Parasiten und weichen von den normalen Haargebilden der betreffenden Pflanzen ab.“ —

---

1) Zum Vergleich möge eine von **Massart** abgebildete Callusbildung vom Fruchtfleisch des Apfels dienen („La cicatrisation chez les végétaux.“ Mém. courounnés et autres mém. de l'Acad. roy. de Belgique. 1898, Fig. 53, S.-A. pag. 56).

2) I. Bd. 1898, p. 169, 170.

Appel scheint sich in seiner oft genannten Arbeit der von Goebel vertretenen Anschauung anzuschliessen.

Prillieux[1]) hat meines Wissens zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass bei der Gallenbildung etwas „Neues“ zu Stande kommt. Deutlicher hat sich auf Grund seiner umfangreichen Erfahrungen an Gallen Beyerinck[2]) hierüber ausgesprochen. Nach ihm sind in der That neue Zell- und Gewebeformen in den Gallen — besonders vom Typus der Kollari- und Tinctoriagalle — anzutreffen, die man in den normalen Pflanzentheilen vergeblich suchen würde.

Beyerinck's Auffassung hat auch Herbst sich angeschlossen und in demselben Sinne hat neuerdings Berthold[3]) über die Gewebe der Gallen sich geäussert. „Dass die Hauptthatsachen des anatomischen Baues nicht zu den morphologischen Charakteren gehören, kann einem Zweifel nicht unterliegen, wenn diese Bauverhältnisse im Einzelfalle auch noch so constant auftreten und obwohl sie für die praktische Systematik so vielfach werthvolle Charaktere zur Feststellung der natürlichen Verwandtschaft liefern. Darum kann es auch streng genommen nicht zutreffend sein, wenn Goebel neuerdings in seiner Organographie hervorhebt, dass bei den Missbildungen und in den Gallen nichts morphologisch Neues entstehe und nicht neue, in der Pflanze sonst nicht vorkommende Gewebebestandtheile sich zeigten. Nach meinen Erfahrungen an zahlreichen untersuchten Missbildungen und bei Regenerationen und Wundheilungen werden wir gerade das Umgekehrte als Regel aufzustellen haben, dass die unter solchen Verhältnissen auftretenden Organisationsverhältnisse abnormaler Natur sind.“ [4])

Aehnlich wie Goebel denkt de Vries über die anatomischen Charaktere der Gallen[5]). Nach ihm „sind die Gallen auch bei höchster Differenzirung nur aus solchen anatomischen Elementen aufgebaut, welche auch sonst in der sie tragenden Pflanze gefunden werden; nur die eigenthümlichen, sich später in ein dünnwandiges Nahrungsgewebe verändernde Steinzellenschicht mancher Cynipidengallen machen eine bisher nicht völlig erklärte, jedoch wohl nur scheinbare Ausnahme." — de Vries bezeichnet diesen Satz als ein aus Beyerinck's Untersuchungen abgeleitetes Resultat, ich glaube aus diesen gerade das Entgegengesetzte herauslesen zu sollen. —

---

[1]) „Etude sur la formation et le développement de quelques galles.“ Ann. d. Sc. Nat. Botanique Serie VI, Bd. III, 1876, p. 135: „. . . Bientôt le tissu primordial se differencie d'une façon spéciale donnant naissance à des tissus celluleux morbides, qui offrent des caractères particuliers et dont la structure est fort différente de celles des tissus de l'organe qui porte la galle.“

[2]) „Beobachtungen“ a. a. o. p. 39.

[3]) „Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation“. 1898, Bd. I. „Einleitung“, p. 9.

[4]) Goebel hat hierauf in der „Flora“ (1899, Bd. 86, p. 234) seine Anschauungen noch einmal und in ausführlicherer Form als in der „Organographie“ klargelegt.

[5]) „Intracelluläre Pangenesis“ 1889, p. 117.

Ich schliesse hiermit die Reihe der Citate und wende mich zur Sichtung und Deutung des thatsächlich Beobachteten.

Die Abweichungen der pathologischen Gewebecomplexe, aus welchen die Gallen bestehen, vom normal gebauten Pflanzenorgan und andrerseits die Uebereinstimmung zwischen beiden lassen mich vier verschiedene Ausbildungsarten der Gallengewebe unterscheiden, die ich im Nachfolgenden etwas eingehender besprechen will.

1. Serie.

In den ersten unserer vier Serien wollen wir alle diejenigen Gallenformen vereinigen, die anatomisch aus denselben Elementen sich zusammensetzen, wie das sie erzeugende Pflanzenorgan, und welche die verschiedenen Zellelemente in derselben Anordnung wie im normalen Organe wiederfinden lassen.

Das soeben Gesagte will übrigens insofern nicht ganz wörtlich verstanden werden, als es streng genommen wohl keine Gallen gibt, deren Zellenformen denjenigen des Mutterorganes völlig gleichen. Ein Unterschied bleibt wohl immer noch unausgeglichen: die Zellen der Gallen sind stets grösser als die der Mutterpflanze. Ich erinnere daran, dass wir uns nur mit den „progressiven Bildungen" unter den Gallen befassen wollen. Jede Hypertrophie scheint mit Zellvergrösserung stets sich zu combiniren. Sowohl die Erfahrungen an Insecten- wie an Pilzgallen sprechen hierfür, — hinsichtlich der Letzteren verweise ich auf die Arbeiten von Wakker, Giesenhagen[1]) u. a.

Der Grad der Zellvergrösserung ist natürlich ein verschiedener. Am weitesten geht sie wohl bei der „Fenstergalle" des Ahorns (vergl. Fig. 1), deren „Riesenzellen" ich schon wiederholt erwähnte. Einem geringen Maass der Zellvergrösserung begegnen wir bei den Gallen von Viburnum Lantana (s. o.), Diplosis acerplicans, auch vielen Tylenchusgallen u. s. w.

---

[1]) „Ueber einige Pilzgallen an Farnen." Flora 1899, Bd. 86 pag. 104.

Im Allgemeinen ist der Grössenunterschied zwischen normalen und Gallenzellen weit geringer. Bei den Beutelgallen auf Ulmen, Linden u. s. w., bei den Emergenzellengallen von Juglans, Crataegus u. a. handelt es sich um Gewebewucherungen, die durch und durch aus den gleichen Zellelementen zusammengesetzt sind, aus isodiametrischen, zartwandigen Parenchymzellen, die, verglichen mit den normalen, nur einen geringen Grössenunterschied als einzige Differenz erkennen lassen.

Ich verweise ferner auf den in Fig. 5 abgebildeten tangential gerichteten (das Centrum vermeidenden) Querschnitt durch die oft genannte Galle der Cecidomyia tiliacea. Es wiederholt sich hier das Bild eines normalen Blattquerschnittes, nur ist die Wichtigkeit des Organes eine ungleich bedeutendere und die einzelnen Zellen sind etwas grösser geworden. Ebenso wie im normalen Querschnittsbild, in welchem die grüne Mesophyllmasse von den „durchgehenden Nerven“ mit den bis zu den Epidermen reichenden Parenchymscheiden unterbrochen wird, sehen wir auch auf dem Querschnitt durch die Galle schon mit unbewaffnetem Auge grüne Zonen mit blassen, farblosen wechseln. Beide Gewebeformen kehren in dem peripherischen Theil der Galle unverändert, nur reichlicher wieder.

Das interessante Phytoptocecidium an Aextoxicon punctatum, das durch eine ungewöhnliche Ausbildung der Schildhaare gekennzeichnet wird, habe ich schon oben besprochen. Die halbkugeligen Polster auf der Blattunterseite bestehen aus denselben Parenchymzellen, denselben Schildhaaren, die auch normaler Weise ebendort zu finden sind. Ausserdem entstehen aber die nämlichen Schildhaare auch auf der Oberseite der inficirten Blätter, der sie im normalen Zustand der Pflanze fremd sind. Aus diesem Grunde werden wir diese Galle nicht mehr als typischen Vertreter unserer ersten Serie bezeichnen dürfen, sie stellt vielmehr schon einen Uebergang zu der nachfolgend behandelten dar.

2. Serie.

Unübersehbar mannigfaltig ist die Reihe derjenigen Gallen, deren Gewebe qualitativ sich von den normalen unterscheiden.

Das bescheidenste Maass qualitativer Veränderung liegt darin, dass diejenigen Zellelemente, welche die Abweichung der Gallengewebe vom normalen Befund bedingen, anderweit im Pflanzenkörper der gallentragenden Pflanze normaler Weise auftreten, dass beispielsweise in blattbürtigen Gallen Zellen oder Gewebe auftreten, die in den

Achsenorganen der betreffenden Pflanze als normal anzutreffen sind. In diesem Falle handelt es sich um eine abnorme Art der Mengung oder Combination der für die Pflanze eigenthümlichen Zellen oder Gewebe, von welcher Goebel und de Vries sprechen.

Eine der wichtigsten und verbreitetsten Gewebe der Gallen ist die mechanisch wirksame Schicht, welche nur wenigen von den durch Dickenwachsthum entstandenen Gallen fehlt. Die Zellelemente dieses „mechanischen Mantels“ sind im Pflanzenreich ausserordentlich verbreitet; sie sind in der Rinde einzeln oder in kleinen Gruppen oder zu „mechanischen Ringen“ vereinigt anzutreffen, bilden den wesentlichsten Bestandtheil harter Samenschalen u. s. w. Die Piligeragalle z. B., deren kugelig vorgewölbter Theil eine aus palissadenförmig gestreckten Sclereïden gebildete Schutzschicht besitzt, und welche auf einer aus rundlichen Steinzellen zusammengefügten „Platte“ ruht, wiederholt mit ihren mechanischen Zellen die aus der Anatomie ihres normalen Sprosses uns bekannten Elemente des „mechanischen Ringes“, der sich aus Steinzellen der verschiedensten Form zusammensetzt. — Analoge Reminiscenzen an die Sprossanatomie finden wir bei vielen anderen blattbürtigen Gallen wieder.

Die von Nematusarten auf den Blättern verschiedener Weiden erzeugten Gallen besitzen auffällige, grosse Lenticellen. An Blättern sind Organe dieser Art eine recht seltene Erscheinung, um so häufiger treten sie an Sprosstheilen auf. Die Weidenblattgallen besitzen in ihren Lenticellen einen der anatomischen Charaktere des Weidensprosses, der bekanntlich sehr reichlich mit Lenticellen ausgestattet ist. — Dieselben Gallen interessiren uns wegen der Ausbildung ihrer Epidermis. Die der Weidenblätter besitzt nur eine dünne, unscheinbare Cuticula, während verschiedene blattbürtige Nematusgallen durch starke Cuticula und cutinisirte Membran nach aussen geschützt sind (vergl. Fig. 9), ebenso wie es für die Epidermis des Weidensprosses gilt. —

Ich verweise ferner auf die von Gallmilben erzeugten Erineumrasen. Dem Blatt, auf welchem die Erineen zu finden sind, fehlen Trichome von der Form des Erineumhaares vollkommen 1); aber die Wurzelhaare, die bei allen Pflanzen demselben morphologischen Typus anzugehören scheinen, gleichen ihnen in der Form durchaus. Auf Ahorn und vielen anderen Bäumen 2) treten keulenförmige, knopf- oder schüsselförmig gestaltete Erineumhaare auf, wie sie in Fig. 20

---

1) Vergl. Goebel a. a. O.

2) Vergl. Neger a. a. O.

dargestellt sind. Auch für diese Haarformen möchte ich Aehnlichkeit mit Wurzelhaaren in Anspruch nehmen und erinnere an die eigenthümlich deformirten Wurzelhaare, die man bei Anwendung bestimmter Nährlösungen erhält und welche von F. Schwarz[1]) eingehend beschrieben und abgebildet worden sind. Fig. 20*b* zeigt (nach Schwarz) Wurzelhaare von Sinapis alba. Die Versuchspflanzen waren aus der feuchten Kammer in 1,5 proc. Nährlösung übertragen worden. — Einen ähnlichen Vergleich soll Fig. 21 ermöglichen. In *a* sind einige von den an Phyteumablüthen durch Gallmilben erzeugten Trichomen dargestellt, in *b* die unter Einwirkung einer 2 proc. Chlorcalciumlösung gewachsenen Wurzelhaare von Brassica Napus und in *c* deformirte Wurzelhaare von Avena sativa (nach Schwarz).

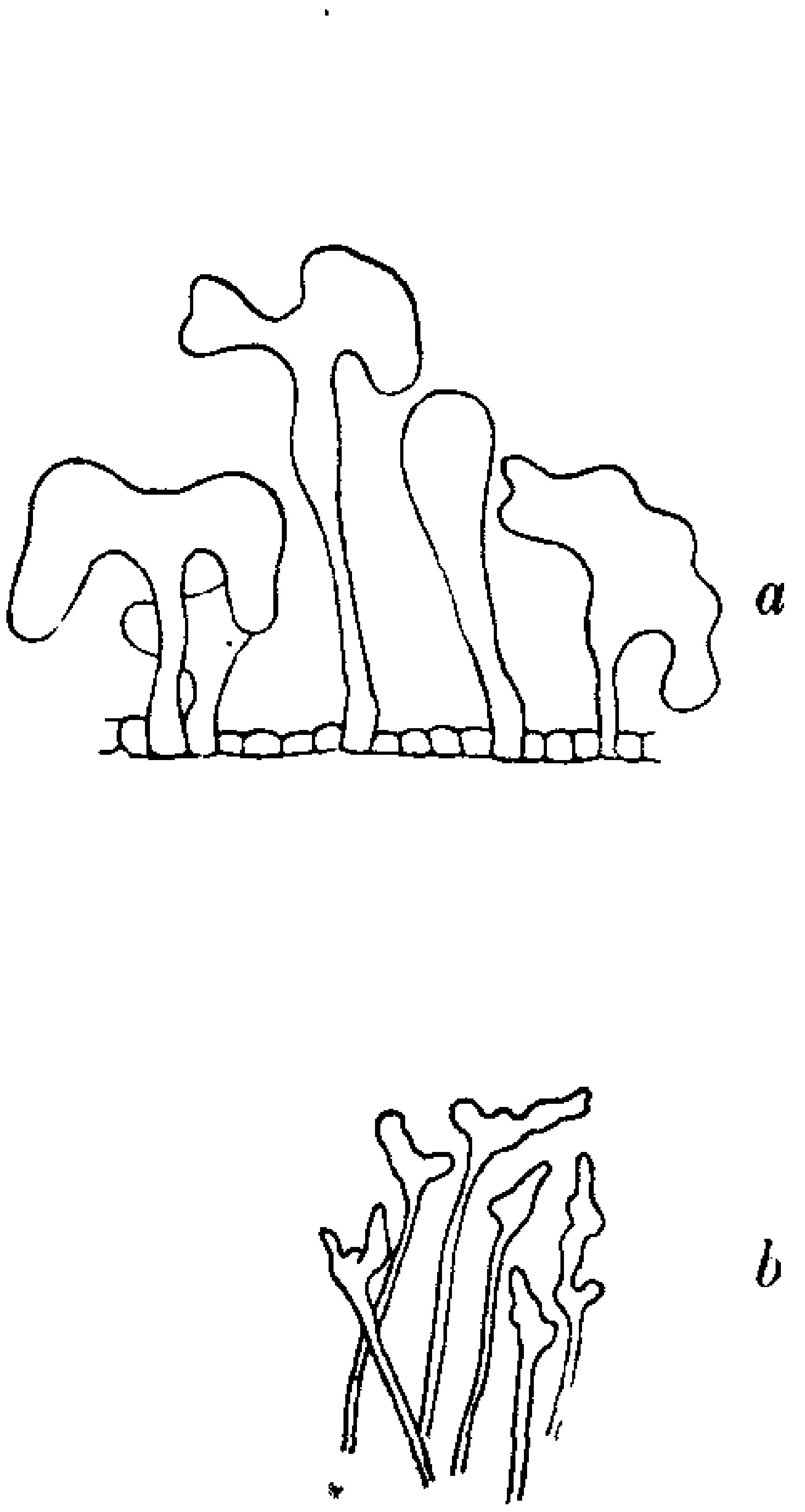


Fig. 20. *a* Erineumhaare von Acer campestre, *b* deformirte Wurzelhaare.

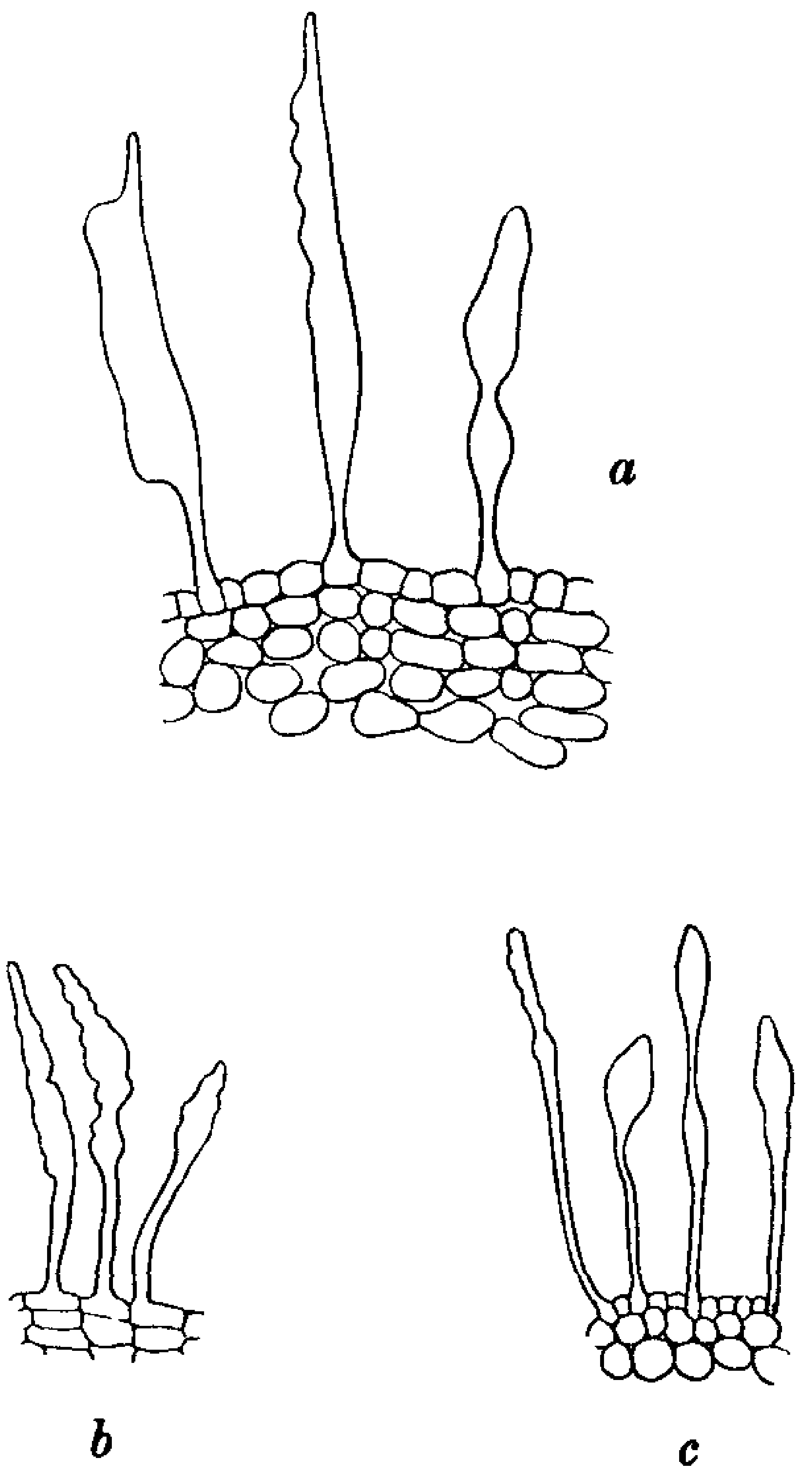


Fig. 21. *a* Pathologische Haarbildungen aus einer Phyteumablüthengalle, *b* und *c* deformirte Wurzelhaare.

---

[1]) „Die Wurzelhaare der Pflanzen. Ein Beitrag zur Biologie und Physiologie dieser Organe.“ Tübinger Untersuchungen Bd. I. — Vergl. die Tafelabbildungen Fig. 1 und 16, sowie die Textfigur pag. 183.

Weder die einfachen cylindrischen, noch die trichter- und becherförmigen Haare der Filzgallen scheinen mir etwas Neues darzustellen; wir erkennen in ihnen Zellformen wieder, die aus der Anatomie der Wurzeln bekannt sind und an Blattgallen versetzt erscheinen.

An den Halmen von Poa nemoralis sprossen nach Infection durch Cecidomyia Poae zahlreiche Würzelchen hervor, die sich hinsichtlich ihres anatomischen Baues von den normalen Wurzeln nicht unterscheiden[1]. —

Auch den Früchten werden seitens der Gallen anatomische Charaktere gelegentlich entlehnt. Die grosslumigen palissadenförmigen Sclereïden der Galle von Hormomyia fagi erinnern an ähnliche Zellformen in der Buchencupula u. s. w.

3. Serie.

Bei Besprechung der Zellelemente und Gewebe des Gallenkörpers, welche etwas Neues für den Organismus der gallentragenden Pflanze bedeuten, müssen wir zwischen solchen unterscheiden, die bei den Verwandten der betreffenden gallentragenden Pflanze wiederkehren und denjenigen, die auch in ihrem nächsten Verwandtschaftskreise nicht anzutreffen sind. Im erstgenannten Fall dürfen wir annehmen, dass in der gallentragenden Pflanze durch den Gallenreiz Fähigkeiten geweckt worden sind, die latent in ihr geschlummert hatten, — im zweiten Fall dürfen wir folgern, dass der Gallenreiz die formbildenden Fähigkeiten der Pflanzenzellen modificirt oder, um mit Driesch[2]) zu sprechen, die Struktur des Substrates selbst verändert habe.

Diejenigen Zellen oder Gewebeformen der Gallen, welche zwar aus der normalen Anatomie der gallentragenden Pflanze nicht bekannt sind, wohl aber bei den nächsten Verwandten der letzteren sich wiederfinden lassen, wollen wir in der „dritten Serie“ zusammenfassen. Es handelt sich dabei um nur wenige Beispiele, die ich an dieser Stelle zu erbringen vermag, ich zweifle jedoch nicht, dass die genauere Durchforschung der Gallenanatomie späterhin noch mit ähnlichen Vorkommnissen bekannt machen wird.

---

1) Prillieux, „Note sur la galle des tiges du Poa nemoralis“. Ann. d. Sc. Nat. Botanique. Serie III, Bd. XX, 1853, pag. 191. — Beyerinck, „Die Galle von Cecidomyia Poae an Poa nemoralis“. Botan. Zeitg. Bd. 43, 1885, pag. 305.

2) „Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft“. 1893.

Schon längst sind die zierlichen, braunen Sternhaare der von Neuroterus lenticularis auf den verschiedensten Eichenarten erzeugten Galle bekannt. Die auf unserer einheimischen Quercus pedunculata auftretenden Gallen sind schon oft untersucht und ihre eigenartigen Trichome geschildert worden, die um so auffälliger sein müssen, als sie den normalen Teilen der gallentragenden Pflanze völlig fremd sind[1]). Wohl aber finden sich in der Familie der Cupuliferen und speciell bei der Gattung Quercus Sternhaare in grosser Verbreitung; Solereder[2]) gibt solche für Castanea vulgaris, ferner für Quercus Farnetto und Qu. Ilex an. Dieselben Haarformen sind mir ferner für Qu. Aegilops, Qu. Cerris und Qu. Suber bekannt und zweifellos sind sie auch bei anderen Qu.-Arten noch zu finden.

Wenn die Gewebe von Qu. pedunculata bei der Gallenbildung Haarformen produciren, welche dieser Species zwar fremd sind, wohl aber bei nahe verwandten Arten normaler Weise auftreten, so folgere ich hieraus, dass die Fähigkeit, Sternhaare zu bilden, latent in den Geweben der Qu. pedunculata gelegen hat und erst durch den Gallenreiz zur Bethätigung gebracht worden ist.

Die Stengelgalle von Aulax Hieracii zeichnet sich neben anderem auch durch die Bildung secundärer markständiger Gefässbündel aus, welche den normalen Sprosstheilen fremd sind. Auch hierin glaube ich ein ähnliches Phänomen zu sehen, wie in der soeben besprochenen Sternhaarbildung. Gerade in der nächsten Verwandtschaft von Hieracium sind markständige Bündel weit verbreitet[3]).

---

[1]) Beccari („Malesia", Bd. III, pag. 222. — Referat im Bot. Jahresber. 1889, Bd. II, pag. 2) sagt über sie Folgendes: „Die gewöhnlich farblosen und verzweigten Trichome auf der Blattunterseite der behaarten Varietät von Quercus Robur wurden im Chiantigebiet infolge der Produktion von Gallen durch Neuroterus lenticularis auf der Oberfläche in sternartige Schuppenhaare verwandelt (citirt nach dem genannten Referat)." Falls es sich um die Gallenhaare selbst handeln sollte, muss ich hervorheben, dass von einer Umwandlung der normalen Haare in sternförmige nicht die Rede sein kann. Die sternhaartragende Gallenepidermis leitet sich entwickelungsgeschichtlich nicht von der normalen Epidermis ab, sondern aus einem secundären Meristem. — Uebrigens vermögen gallenerzeugende Thiere gelegentlich sehr wohl die normal vorhandenen Trichome zu verändern. Ich verweise auf Frank's Bemerkungen über das Erineum von Quercus Aegilops (a. a. O. pag. 48).

[2]) a. a. O. pag. 891.

[3]) Vergl. Kruch, „Fasci midollari delle Cichoriaceae" Ann. d. R. Ist. Botan. di Roma 1890, Bd. IV, fasc. 1 (siehe Solereder a. a. O. pag. 527), — ferner Krüger, „Der anatomische Bau des Stengels bei den Compositae Cichoriaceae" Inaugural-Dissertation, Göttingen, 1898.

4. Serie.

Ungleich zahlreicher sind die Fälle, in welchen die inficirten Pflanzen principiell Neues produciren, das normaler Weise weder in ihnen selbt, noch in ihren nächsten Verwandten sich wiederfinden lässt. Nachfolgend einige Beispiele.

In Fig. 18 sind Haarformen aus den Beutelgallen des Ahorns dargestellt. Die prall gefüllten, wurstförmigen Nährhaare stellten Formen dar, welche in der normalen Anatomie der gallentragenden Pflanze kein Analogen besitzen.

Ich habe oben bereits die Krystallschläuche der Galle von Hormomyia fagi beschrieben. Die grossen polyedrischen Zellen sind durch überaus zarte Querwände gefächert und mit Einzelkrystallen ausgestattet. Ich habe derartige Krystallschläuche in den normalen Geweben der Buche nicht finden können.

Besonders zahlreiche Beispiele liefern uns die hoch organisirten Cynipidengallen. Während die normale Anatomie der verschiedenen Eichen, auf welchen die meisten Cynipidengallen zu finden sind, in Sprosstheilen, Blättern und Früchten fast überall dieselben Zell- und Gewebeformen wiederkehren lässt, ist der anatomische Bau der von den Eichen gelieferten Gallen ungemein mannigfaltig.

Ich nenne zunächst die zweiarmigen Haare der Eichengalle von Neuroterus numismatis, welche meist in ungleicharmigen Formen anzutreffen sind. Die normalen Theile der Eiche tragen meines Wissens keine derartigen Trichome.

Das oben erwähnte Durchlüftungsgewebe verschiedener Eichengallen ist aus sternparenchymähnlichen Zellen zusammengesetzt (vergl. Fig. 11), die bei den Eichen normaler Weise sich nirgends in dieser Form wiederfinden.

Auch die in den Eichengallen so häufigen, einseitig verdickten Steinzellen sind „neu“. Zellen von ähnlicher Form sind im „gemischten Ring“ mancher Rosaceen u. a. häufig, bei den Cupuliferen aber habe ich sie nicht finden können. Auch in den Früchten der Eichen und ihrer Cupula, die besonders reich an sclerosirten Zellelementen ist, treten nur allseitig gleichverdickte Sclereïden auf. Ebenso „neu“ wie die halbseitig verdickten Zellen scheinen die durch flaschenförmiges Lumen gekennzeichneten (siehe Fig. 14) und die unregelmässig verdickten Sclereïden zu sein, die ich in Fig. 15 abgebildet habe. Ferner wird hier die in Fig. 12 abgebildete Drüse nochmals zu nennen und auf die mechanisch wirksamen Haare der Diplosisgalle auf Eschen (Fig. 16) von neuem hinzuweisen sein.

Grosse Mannigfaltigkeit und grosse Abweichungen finden wir ferner im Speichergewebe und besonders in dem der Cynipidengallen. Die Zellen des Nährparenchyms sind mit den Zellen des Endosperms oder Perisperms verglichen worden. Ungeachtet der Aehnlichkeiten zwischen diesen und jenen treffen wir in den Gallen mancherlei Speicherzellen oder -Gewebe, die in der normalen Anatomie kein Analogon besitzen. Ich erinnere an die Zellen der oben geschilderten „Ligninkörperschicht“, an das eigenthümlich weitmaschige Gewebe, das in Fig 15 *St* dargestellt ist, an die langen wurstförmigen Nährparenchymzellen der Lenticularisgalle, an die aus unvollkommen sclerosirten mechanischen Zellen hervorgegangene secundäre Nährschicht der Linsengallen, der Foliigalle u. v. a.

Unsere Betrachtungen würden allzu lückenhaft sein, wenn wir ausschliesslich die Form der Gallenzellen und Gallengewebe berücksichtigen und von ihrer Function absehen wollten. Ich beschränke mich auf ein Beispiel: Das Nährgewebe, welches von den Gallenthieren verzehrt wird, hat zum mindesten bei den höchst organisirten Gallenformen keine andere Bestimmung als eben den Larven zur Nahrung zu dienen. Zellen dieser Art, welche thatsächlich nur entstehen, um von fremden Organismen verzehrt zu werden, sind für die normale Anatomie geradezu unerhört. Mehr noch durch seine Function denn durch seine Form stellt das Nährgewebe etwas den Gallen Eigenthümliches dar, wofür wir in der normalen Anatomie vergebens ein Analogon suchen.

Zur Erläuterung des principiellen Unterschiedes, der sich zwischen dem normalen Gewebeaufbau der gallentragenden Pflanzen und der Anatomie der Gallen oftmals nachweisen lässt, könnten leicht noch zahlreiche weitere Beispiele angeführt werden. Doch glaube ich, das Wesentliche an den oben besprochenen Fällen schon hinreichend deutlich demonstrirt zu haben. Das Resultat unserer Betrachtungen ist, dass in den Gallen thatsächlich verschiedene Zellen- und Gewebeformen auftreten, welche der normalen Struktur der Mutterpflanze fremd sind. Ich folge hierin der Anschauung, die Beyerinck und Berthold bereits vertreten haben. Andererseits ist nach unseren bisherigen Erfahrungen der Gallenreiz allein im Stande, die Struktur des vegetabilischen Plasmas derart zu verändern, dass dieses zur Bildung neuer Formen angeregt wird.

Den Erörterungen, welche an einen Vergleich zwischen normalen Pflanzengeweben und den pathologischen Bildungen, welche die Gallen darstellen, sich schlossen, möchte ich noch einige kurze Betrachtungen über die pathologischen Gewebebildungen folgen lassen, bei der wir die durch verschiedenartige äussere Einwirkungen entstandenen pathologischen „Bildungsabweichungen“ mit einander vergleichen wollen.

Bei Verletzung lebender Pflanzenorgane wird bekanntlich oft ein aus zartwandigen, saftreichen Zellen zusammengesetztes Gewebe gebildet, das man als Callus bezeichnet. Die Beschaffenheit der einzelnen Zellen sowohl, wie auch ihre Anordnung zu regelmässigen Reihen, kennzeichnet dieses abnorme Gewebe. Beyerinck[1]) hat darauf hingewiesen, dass das Gallplastem durch die Beschaffenheit seiner Zellen oft an Callusgewebe erinnert. Mit Verwundungsreizen ist die Entstehung der Gallen aber keineswegs nothwendig verbunden, da für viele Gallen nachgewiesen ist, dass ihrer Bildung keinerlei Verletzung des inficirten Organs vorangeht.[2])

Fig. 19 stellt einen Theil aus dem Nährgewebe einer völlig ausgebildeten Galle von Nematus gallarum dar. Die wulstig vorquellenden Zellreihen erinnern durchaus an Callusgewebe.

Verwundungsreize bedingen an Meeresalgen häufig Rhizoidenbildung[3]). Wurzelhaarähnliche Zellschläuche sah Haberlandt[4]) an den Blättern von Conocephalus ovatus entstehen, die mit Sublimatlösung bepinselt und deren Hydathoden er dadurch zum Absterben gebracht hatte (s. o.). Die rasenartige Vereinigung dieser Trichome erinnert an manche Phytoptusgallen, an gewisse Erineen. Umbildung isodiametrischer Zellen zu schlauchförmigen lässt sich auch bei anderen Gallen beobachten. In den Weizenhalmen, die von Chlorops taeniopus befallen sind, wachsen die Zellen des Markes „in lange, dicke Zotten aus, deren freie Enden mannigfach gekrümmt und verbogen sind und durch ihre Länge an die Papillen mancher Narben erinnern“.[5])

---

[1]) „Beobachtungen“ pag. 55 u. a.

[2]) Nachgewiesenermaassen ohne vorausgehende Verwundung entstehen nach Beyerinck (a. a. O. pag. 70 Anm.) die Baccarum-, Albipes-, Inflator-, Tricolor-, Gemmae-, Solitaria-, Glandulae-, Megaptera-, Taschenbergi-, Similis-, Verrucosa-, Callidoma-, Malpighii-, Autumnalis-, Kollari-, Argentea-, Hungarica-, Tinctoria-, Glechomae-, Orthospinae- und Rosae-Galle.

[3]) Küster, „Ueber Vernarbungs- und Prolificationserscheinungen bei Meeresalgen“, Flora 1899, Bd. 86, pag. 143.

[4]) „Ueber experimentelle Hervorrufung u. s. w.“ a. a. O.

[5]) Cohn, „Ueber die bandfüssige Halmfliege (Chlorops taeniopus)“. Bericht über die Thätigk. d. bot. Section d. Schles. Ges. 1865 pag. 77.

Man könnte bei diesen Schläuchen ebenso von Riesenzellen reden, wie wir es bei Besprechung der Blasengallen von Viburnum Lantana u. s. w. gethan haben. In beiden Fällen handelt es sich um einkernige Riesenzellen.

Vielkernige Riesenzellen spielen bekanntlich in den medicinischen Wissenschaften eine grosse Rolle. Man findet sie in erkranktem Gewebe bei Lupus und Lungenschwindsucht, bei Sarkom („Riesenzellensarkom“) und Lues u. a. als abnorme Zellformen. Die pathologische Anatomie der Gallen kennt vielkernige Riesenzellen aus verschiedenen Gallen. Zuerst hat sie wohl Prillieux[1]) beschrieben, später Treub[2]) für Heteroderagallen und Molliard[3]) für Phytoptocecidien u. a.

Durch ungünstige Ernährungsverhältnisse konnte Basidiobolus ranarum von Raciborski zur Bildung vielkerniger Riesenzellen gebracht werden[4]), Olivier erhielt solche an Vicia Faba nach Verwundung der Wurzel[5]), Prillieux erhielt dieselben Zellformen an verschiedenen Pflanzen, die er bei allzu hoher Temperatur cultivirte.[6]) Als Riesenzellen der Bacterien können wir manche der Naegelischen „Involutionsformen“ auffassen, deren Bildung bei unzweckmässiger Ernährung erfolgt[7]). Riesenvibrionen und Riesenhefezellen züchtete Gamaleia in einer Nährbouillon, der 0,4 % Coffeïn zugesetzt worden waren[8]).

Durch Ernährungsstörungen kommen an Wurzelhaaren, wie schon erörtert, Deformationen zu Stande, welche sie ohne Weiteres gewissen Erineumtrichomen vergleichbar machen.

Bast- und Libriformfasern fehlen den Gallen nach allem, was bisher bekannt ist, vollständig. Libriformfasern fehlen auch dem Wundholz.

---

[1]) Ann. de l'Inst. agronomique. 1877—78, Bd. II pag. 46.

[2]) Mededeelingen uit 'sLands Plantentuin Bd. II, 1885: „Onderzoekingen over Sereh-ziek suikerriet“ pag. 20.

[3]) „Hypertrophie pathalogique des cellules végétales“, Revue gén. de Botanique Bd. IX, 1897, pag. 31.

[4]) „Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise der Basidiobolus ranarum“, Flora 1896, Bd. 82, pag. 113.

[5]) „Expériences sur l'accroissement des cellules et la multiplication des noyaux.“ Bull. d. l. Soc. Bot. d. Fr. Bd. 29, 1882, pag. 101, nebst drei Tafeln.

[6]) „Altérations produites dans les plantes par la culture dans un sol surchauffé“. Ann. d. Sc. Nat. Botanique 1880. Serie VI, Bd. X pag. 347.

[7]) Zopf, „Die Spaltpilze“ (Encyclop. d. Naturw.) pag. 9. — A. Fischer, „Vorlesungen über Bacterien“ pag. 25.

[8]) Jahresbericht f. Thierchemie, Bd. 26, pag. 923. — (Referat.)

de Vries, der die histologische Zusammensetzung des letzteren genauer untersucht hat, konnte feststellen, dass die Zahl der Libriformfasern im Wundholz nach der Wunde hin deutlich abnimmt und in der Höhe der Mitte der sog. „langzelligen Zone“ gänzlich verschwinden [1]. Homogenes „Parenchymholz“ sah ich unter Einwirkung hohen Druckes sich entwickeln [2]. Als Parenchymholz können wir auch diejenigen Modificationen des Xylems bezeichnen, welche die Blutlausgallen kennzeichnen [3]. —

Durch mechanische Misshandlung der Blüthenknospen von Geranium dissectum erhielt Molliard [4] ähnliche Blüthendeformationen, wie sie durch Cecidophyes Schlechtendalii erzeugt werden.

Diese Auslese von Resultaten der verschiedensten pflanzenpathologischen Untersuchungen lehrt uns, dass durch verschiedenartige Störungen gleichartige Bildungsabweichungen erzielt werden können und vor Allem, dass auch manche abnorme Erscheinungen, welche gewisse Gallenbildungen charakterisieren, nach Einwirkung mechanischer oder chemischer Einflüsse bekannter Art am lebenden Pflanzenkörper sich erzwingen lassen. —

Wenn mechanische Eingriffe, wenn die Anwendung bestimmter Nährlösungen oder Gifte, wenn künstlich erhöhter Druck oder Zug die Pflanzenorgane zu ähnlichen Bildungsabweichungen nöthigen, wie bestimmte Gallenthiere, so folgere ich hieraus, dass die Wirkung des gallenerzeugenden Reizes ebenso wie die der erwähnten chemischen oder mechanischen Eingriffe in die normalen Lebensverhältnisse der Pflanze darin sich gleichen, dass sie ätiologisch auf Störungen des Gleichgewichtes zurückzuführen sind, welches die Vereinigung aller „normalen“ Lebensbedingungen für die gedeihliche Fortentwickelung der Pflanze bedeutet. Bei den oben aufgezählten, verschiedenartigen Reizmitteln sehe ich das tertium comparationis in etwas Negativem: die Nährlösung, in welcher die Wurzelhaare ihre abenteuerlich geformten Köpfe bilden, wirkt nicht als specifische Mischung wohlbekannter Componenten, sondern wirkt nur als ein den Ernährungsansprüchen der Pflanze nicht entsprechender Stoff. Nur die negative Seite ihres physiologischen Charakters kommt in Frage.

---

[1] de Vries, „Ueber Wundholz“. Flora 1876, Bd. 59, p. 39.

[2] Küster, „Ueber Stammverwachsungen“. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32, p. 487.

[3] Abbildung in Sorauer, „Atlas der Pflanzenkrankheiten“.

[4] Cecidies florales“ a. a. O. p. 200.

Ebenso liegen die Verhältnisse bei den soeben genannten Gallenformen, deren Erzeuger die Gesammtheit der Lebensverhältnisse, in welcher die Pflanze vor der Infection sich befand, und deren Fortbestand für ihre normale Weiterentwickelung erforderlich gewesen wäre, ein wenig ändern oder gründlich umgestalten, je nach ihren Fähigkeiten. Die Gallenthiere haben durch Eigenschaften, welche mit den normalen Entwickelungsbedürfnissen der Pflanze nicht vereinbar sind und welche eben durch diesen Contrast wirksam werden, die Pflanzen verändert, gleichsam vergiftet.

Die Wirkung der Gallenreize ist hiermit aber keineswegs erschöpft. Das Wesentliche, dessen Klarlegung ich durch diese Zeilen versuchen möchte, liegt darin, dass man zwei Arten von Gallenreizen zu unterscheiden hat. Bei der einen wirkt der Gallenreiz störend auf das physiologische Gesammtgetriebe der inficirten Pflanzen oder Pflanzenorgane, er wirkt nur durch seine negativen Eigenschaften. Im andern Falle bringt der gallenerzeugende Reiz ein neues Moment in die Pflanze, ein bisher ihr fremdes Können. Das Wesentliche ist nicht mehr der schädigende Contrast zu den normalen Lebensbedingungen, sondern die positive Modification in den Eigenschaften des Plasmas, die durch den Reiz bedingt wird.

Formative Reize — mit solchen allein haben wir es stets zu thun — der ersten Art nenne ich negativ formative oder destructive Reize, die anderen will ich als positiv formative oder heteromorphogene Reize zusammenfassen.

Wohl alle Gallen entstehen durch gleichzeitig wirkende ungleichartige Reize, bei ihrer Entstehung verbinden sich störende Einflüsse mit Reizen, welche zu Neuschöpfungen irgend welcher Art Anstoss geben.

Vielleicht gibt es überhaupt keine Gallen, welche ausschliesslich durch destruktive Reize zu Stande kommen. Wenn wir das Wesentliche der Gallen darin finden wollen, dass ein den Pflanzengeweben bisher fremdartiges Ziel, die Wohlfahrt eines fremden Organismus, das Maassgebende, das Ausschlaggebende für ihre Form und Function sei, müssen wir die Wirkung heteromorphogener Reize voraussetzen. Nur sehr primitiv gebaute Gallen, bei welchen eine ausgesprochene Zweckmässigkeit und Anpassung an die Bedürfnisse der Thiere sich nicht erkennen lassen, könnten allenfalls in Frage kommen.

Andrerseits wird kaum eine Galle durch ausschliesslich heteromorphogene Reize zu Stande kommen können. Nie entsteht eine Galle, ohne dass nicht wenigstens für einen eng begrenzten Theil der

Mutterpflanze neue Lebensbedingungen in Geltung kämen, welche mit den normalen nicht sich deckten. Eine Störung wird jedenfalls niemals zu eliminiren sein, und sie wird ihre formativen Reize ausüben, wenn deren Wirkungen auch noch so minimal sind oder im Verlauf der weiteren Entwickelung wieder ausgeglichen und für uns unerkennbar werden.

Der Name der heteromorphogenen Reize klingt an „Heteromorphose“ an. Nicht jeder Heteromorphose [1]) wollen wir einen heteromorphogenen Reiz zu Grunde gelegt wissen, wenn schon mit Recht die Gallen als Heteromorphosen bezeichnet worden sind.[2]) Wenn beispielsweise mechanisches Gewebe dort entsteht, wo normaler Weise solches fehlt, so kann man bereits von Heteromorphose reden; einen heteromorphogenen Reiz werden wir aber erst dann annehmen, wenn die Form der mechanischen Zellen oder Gewebe etwas Neues bringt oder wenn ihre Vertheilung zweckmässiges Walten im Sinne eines neuen Zieles erkennen lässt. Denn auch destructive Reize können bereits im Stande sein, sclerosirte Zellen oder Gewebe entstehen zu lassen.

Die heteromorphogenen Reize sind den „morphologischen“ Reizen [3]) ähnlich, ja vielleicht sind sie mit ihnen identisch. Vielleicht werden in der That durch alle heteromorphogenen Reize Aenderungen in der Struktur und somit in den morphologischen Leistungen der lebendigen Materie bedingt, ebenso wie es durch die morphologischen Reize geschieht. Nicht nur wenn Elemente von neuer Form oder Function entstehen, sondern auch wenn der Organismus aus seinem normalen Material Gewebe im Sinne einer neuen Zweckmässigkeit schafft, werden wir uns vielleicht zur Annahme innerster Strukturveränderungen, zur Annahme morphologischer Reize genöthigt sehen.

Die von mir vorgeschlagenen Termini sind nur provisorische, meine Mittheilungen über die angedeuteten Probleme wollen auch nur als vorläufige betrachtet sein. Vielleicht gelingt es durch eingehendes Studium der pathologischen Bildungen im Sinne der Entwickelungsmechanik die hier berührten Fragen und manche andere der Lösung näher zu bringen. Mittheilungen über meine einschlägigen Versuche muss ich mir für spätere Gelegenheit vorbehalten.

---

1) Im Sinne Loebs („Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere I: Ueber Heteromorphose“, Würzburg 1893, pag. 10).

2) Hertwig, „Präformation oder Epigenesis?“ (Zeit- und Streitfragen der Biologie, Heft I) pag. 48.

3) Driesch a. a. O. pag. 22.

Rückblick.

Die wichtigsten Resultate unserer Erörterungen möchte ich zum Schluss noch einmal in gedrängter Kürze zusammenstellen.

I. Zwischen Entwickelungsgeschichte und histologischer Ausgestaltung der Gallen bestehen insofern Beziehungen, als solche Gallen, welche durch Flächenwachsthum der inficirten Pflanzentheile zu Stande kommen, stets einfach gebaut sind; weitgehende histologische Differenzirung ist ein Vorrecht der durch Dickenwachsthum entstandenen Gallen. — Diejenigen Gallen, die lediglich durch Vergrösserung der vorhandenen Zellen zu Stande kommen, sind ebenfalls stets sehr primitiv in ihrem anatomischen Bau.

Unter den normal vorhandenen Gewebearten widersteht die Epidermis am längsten den metamorphosirenden Einflüssen des Gallenreizes. Der eigentliche Herd der Gallenbildung ist das Mesophyll, die Rinde und das Mark. — Die oberseitigen Schichten des Blattgewebes scheinen minder umwandlungsfähig zu sein, als die unteren.

Die wichtigste Veränderung, welche die Epidermis nach Einwirkung des Gallenreizes erfährt, ist im Allgemeinen die Haarbildung.

Eine Beziehung zwischen äusserer und innerer Organisation der Gallen einerseits, Ort und Zeit ihrer Anlage andrerseits, lässt sich im Allgemeinen nicht erkennen.

II. Dic Bildung von Wundkork, Thyllen u. s. w., welche nach Verwundung lebender Pflanzentheile erfolgen, sind anormale Vorgänge, aber ihre Produkte sind nicht zu den pathologischen Geweben zu rechnen, da ihre Function sie als zweckmässig für den sie erzeugenden Organismus erkennen lässt. Zu den pathologischen Bildungen rechnen wir vor allem die Gallen, deren Bildung für die Pflanze einen beträchtlichen Aufwand an Nährmaterial bedeutet, ohne dass hierfür der Pflanze seitens der Gallenthiere oder Gallengewebe irgend welche Entschädigung gesichert erschiene.

Die Gallen — und besonders die hoch organisirten — sind zweckmässig functionirende Organe; ihr „Zweck“ ist die Wohlfahrt des Gallenthieres.

Ueber die verschiedenartigen Gewebe der ausgebildeten Gallen ist Folgendes zu sagen:

Die Hautgewebe sind vornehmlich als Epidermis entwickelt, Kork und Borke sind selten. Eigenartig ausgebildete Epidermiszellen finden wir bei verschiedenen Eichengallen, Schutz gegen allzu hohe Transpiration vornehmlich an denjenigen Gallen entwickelt, welche vor der letzten Phase ihrer Entwickelung vom Mutterorgan sich ablösen.

Die Function des Hautsystems charakterisirt auch viele Gallenhaare.

Die Spaltöffnungen der Gallen werden vielfach zu Luftspalten, welche permanent geöffnet bleiben. Sie stehen häufig auf kleinen Gewebesockeln. — Bei manchen Weidengallen bilden sich unter den Luftspalten frühzeitig echte Lenticellen.

Typische Durchlüftungsgewebe mit charakteristisch geformten, sternförmigen Zellen sind bisher nur für einige Cynipidengallen bekannt.

Die Assimilationsgewebe der Gallen sind meist sehr dürftig entwickelt, obschon gänzlicher Chlorophyllmangel selten zu sein scheint. Vermehrung des assimilirenden Gewebes ist nur bei wenigen Gallen bisher beobachtet worden.

Mechanische Gewebe fehlen den durch Dickenwachsthum entstandenen Gallen fast nie.

Stereïden kommen in Gallen nicht zur Entwickelung.

Die Form der Sclereïden ist eine sehr mannigfaltige. Grosse Abwechslung bringt die ungleichseitige Verdickung der Membranen mit sich.

Die Larvenkammern sind von einem mechanischen Mantel umhüllt, der in seiner Form die Gestalt der Galle selbst en miniature wiederholt. Ausnahmen sind selten, desgleichen die Fälle, in welchen eine zweite, äussere mechanische Hülle halb oder ganz zur Entwickelung kommt. An denjenigen Gallen, deren Innenraum mit der Aussenwelt durch einen offenen Porus oder Spalt communicirt, lassen sich verschiedenartige besondere Einrichtungen beobachten, welche eine Verengung des offenen Ausweges, eine Festigung seiner Ränder und deren Verankerung in einander bezwecken.

Nach der Lage der mechanischen Gewebe im Gallenkörper lassen sich verschiedene Formen unterscheiden: entweder es ist eine mehrschichtige Gallenrinde entwickelt, oder die letztere ist auf die Epidermis reducirt, oder die mechanischen Gewebe treten unmittelbar bis an die Oberfläche der Gallen heran.

Wasserspeichernde Zellen und Gewebe sind bei den Gallen offenbar selten. Um so grösser ist die Rolle, welche die nährstoffspeichernden Zellen spielen.

Die einfachste Form des Nährgewebes ist die Nährepidermis mit den Nährhaaren. Wir finden diese bei Phytoptus- und Aphidengallen.

Als Nährparenchym bezeichnen wir sowohl das aus auffallend grossen, eiweissreichen Palissadenzellen zusammengesetzte Nährgewebe einiger einfach construirter Gallen, als auch die in allen höheren Gallen ausgebildete eiweissreiche Zellenschicht, welche die Larvenkammer austapezirt.

Bei hoch organisirten Cynipidengallen lassen sich hinsichtlich der Art des gespeicherten Nährstoffes verschiedene, wohlumgrenzte Zonen im Speichergewebe unterscheiden: die innerste ist die Eiweissschicht (die Nährschicht par excellence); ausserhalb derselben liegt die Stärkeschicht, die bald der Innengalle, bald der Gallenrinde angehören kann. Im letzteren Fall wandert ihr Inhalt in gelöster Form durch den mechanischen Mantel in die Innengalle über, im andern Fall werden die Zellen der Stärkeschicht allmählich und je nach Bedarf zu Nährzellen, indem ihr Inhalt in Eiweiss umgesetzt wird (secundäres Nährgewebe). — Zwischen Eiweiss- und Stärkeschicht liegt bei einigen Gallen noch die „Ligninkörperschicht“, die ebenfalls als Nährgewebe zu dienen scheint. Ueber den chemischen Charakter ihres Inhalts ist bis jetzt noch nichts Sicheres ermittelt worden.

Die Form der Nährparenchymzellen lässt wenig Abwechslung erkennen.

Das Leitungssystem ist in den Gallen fast durchgängig schlecht entwickelt, die Gefässbündel sind oft spärlich, die Gefässe selbst meist sehr englumig. — Beachtung verdienen die centrisch gebauten Gefässbündel, die bei einigen wenigen Gallen gefunden worden sind.

Gerbstoffreiche Gewebe spielen in den Gallen bekanntlich eine grosse Rolle. Bei manchen Gallen findet eine Vermehrung der normalen Sekretionsorgane statt, im Allgemeinen scheinen sie ohne grosse Bedeutung für die Gallen zu sein.

Krystalle fehlen wohl nirgends ganz, reichlich treten sie aber nur selten auf. Besondere Krystallschichten sind für verschiedene Gallen bekannt.

„Bewegungsgewebe“ sind bisher für Gallen noch nicht bekannt geworden; vielleicht bleibt die Entdeckung hygroskopischer Elemente späteren Untersuchungen vorbehalten. —

III. Es ist bisher dem Experimentalphysiologen nicht gelungen, den Pflanzenorganismus durch künstliche äussere Eingriffe zur Anlage und Ausbildung „neuer Organe“ oder „neuer“ Zellformen zu bringen. Hegler's Versuche lehren unseres Erachtens nur, dass steigende Inanspruchnahme auf Zug die mechanischen Elemente im Blattstiel von Helleborus niger zwar fördern kann, aber nicht, dass durch Zug in den Blattstielen der genannten Pflanze neue Gewebeformen erzeugt werden können. Die mechanischen Zellen sind in Hegler's Versuchsobjecten zwar sehr schwach ausgebildet, aber sie fehlen keineswegs. — Die „Ersatzhydathoden“, welche Haberlandt an den Blättern von Conocephalus ovatus durch Bepinselung mit Sublimat hervorrief, sind nach Ansicht des Schreibers dieser Zeilen eher als Callusgewebe denn als „neue Organe“ zu bezeichnen.

Die Gallen sind bisher der einzige Beweis dafür, dass die Pflanzen durch äussere Eingriffe thatsächlich zur Bildung neuer Zell- oder Gewebeformen genöthigt werden können.

Die anatomischen Elemente der Gallen, verglichen mit denjenigen der normalen Pflanzentheile, lassen vier verschiedene Ausbildungsmöglichkeiten unterscheiden:

1. Die Zellen der Gallen gleichen in Form und Anordnung den Zellen der normalen Pflanzentheile. — Der Grössenunterschied bleibt hierbei unberücksichtigt.

2. Die Gallen bestehen nur aus Zellen, welche auch in den normalen Pflanzentheilen sich finden lassen, nur die Anordnung ist eine andere.

3. Es treten in der Galle Zellen- oder Gewebeformen auf, die sich zwar nicht in den normalen Theilen der gallentragenden Pflanze wiederfinden lassen, wohl aber bei den nächsten Verwandten der letzteren.

4. Die fremden Zellformen der Gallengewebe sind schliesslich auch in der normalen Anatomie des ganzen Verwandtschaftskreises nicht nachzuweisen. Es handelt sich um eine morphologische Neuschöpfung durch den Gallenreiz. —

Der „Gallenreiz“ ist aufzufassen als ein Compositum verschiedener, ungleichwerthiger Reizwirkungen. Bei den einen ist die Störung, welche die Einwirkung des Gallenthieres für die Lebensbedingungen der normalen Zellen und Gewebe bedeutet, das maassgebende (negativ formative oder destructive Reize), bei den andern werden dem Plasma neue Formbildungsfähigkeiten gebracht, das Positive in der Wirkung ist die Hauptsache (positiv formative oder heteromorphogene Reize).

Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen.

IV.

Was sind die „Keimbläschen“ oder „Hofmeisters-Körperchen“ in der Eizelle der Abietineen?

(Vorläufige Mittheilung.)

Von

W. Arnoldi.

(Hiezu Tafel VI.)

Im Jahre 1851 in seinem berühmten Werke[1]) beschrieb Hofmeister in der Eizelle der Coniferen-Corpuscula eigenthümliche Gebilde, die von ihm als Keimbläschen erklärt wurden. In grosser Menge schwimmen die Keimbläschen im Eizellprotoplasma entweder vereinzelt, als kleine Kügelchen, oder zu grösseren Complexen verbunden. Kurz vor der Befruchtung erscheint eines von den Keimbläschen im unteren Theile des Archegoniums an ihren Boden angedrückt. Sogleich nach der Befruchtung wächst dieses Keimbläschen, wird körnig und gibt dem Embryo den Ursprung, während die anderen Keimbläschen allmählich zu Grunde gehen. Die Zahl der Keimbläschen ist bei Taxus bis acht, bei den Cupressineen ist sie gross, bei den Abietineen kann man Hunderte von Keimbläschen beobachten. Indem Hofmeister die Archegonien der Gefässkryptogamen und die Corpuscula der Gymnospermen vergleicht, sagt er, dass der wichtigste Unterschied zwischen diesen beiden Organen darin bestehe, dass die Eizellen der Archegonien der Gefässkryptogamen je ein Keimbläschen haben, während die der Gymnospermen-Corpuscula viele Keimbläschen besitzen, von denen nur eines befruchtet wird.

Es sind schon beinahe fünfzig Jahre seit dem Erscheinen des grossen Werkes Hofmeister's verflossen, die Frage über die Natur der Keimbläschen in der Eizelle der Gymnospermen aber blieb bis jetzt ungelöst.

Schacht, Hofmeister's Zeitgenosse, hielt die Keimbläschen für Zellsaftvacuolen. Für solche hält sie auch Strasburger. In seinen verschiedenen Arbeiten, welche im Zeitraume von 1869—1879 erschienen sind, kehrt Strasburger zur Frage über die Keimbläs-

---

1) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen. 1851.

chen der Coniferen oft zurück und erklärt sie als Eisweissvacuolen, welche entweder einfach oder zusammengesetzt sind, was mit der Vertheilung von Wasser und Eiweiss in ihnen zusammenhängt.

Im Jahre 1880 erschien die umfangreiche Arbeit Goroschankins, eine der bedeutendsten Arbeiten auf dem Gebiete der Gymnospermenlehre[1]).

Ich gehe jetzt zur Betrachtung einiger Angaben dieser Arbeit über, welche sich näher auf die Frage über die Keimbläschen beziehen.

Zuerst gab Goroschankin die genaue Beschreibung der Eigenschaften, welche die Deckschichtzellen der Corpuscula bei den Cycadeen und Abietineen haben. Er zeigte, dass die Deckschichtzellen ein dickes Protoplasma, grosse Kerne, welche denjenigen der Eizelle ähnlich sind, haben, und dass die Protoplasten der Ei- und Deckschichtzellen in unmittelbarer Berührung mit einander durch die siebplattenähnlichen Poren stehen, welche sich in den trennenden Membranen befinden. Das Vorhandensein solcher Poren war etwas früher von Warming bei den Cycadeen constatirt.

Die Untersuchung der Keimbläschen, welche von Goroschankin als Hofmeister'sche Körperchen bezeichnet wurden, gab folgende Hauptresultate: Die Hofmeister'schen Körperchen treten als solide Körper im verdichteten peripherischen Eizellprotoplasma zwischen den Zellsaftvacuolen auf und zeigen grosse Verschiedenheiten mit den Letzteren. Die Hofmeisters-Körperchen entstehen unabhängig von den Veränderungen des primären Eikernes und zwar vor der Bildung der Bauchkanalzelle. Sie stellen die kleinen Kügelchen von 0,016 mm bis 0,03 mm im Durchmesser vor; lebendig brechen sie das Licht stärker als Protoplasma und sind vollständig homogen. Bei der Wirkung des Wassers oder Reagentien sterben sie sehr bald ab, indem ihr Inhalt körnig wird. Anfangs schwimmen sie in dem Eizellprotoplasma vereinzelt, später aber bilden sie Zwillinge oder mehrgliederige Complexe. Es war Goroschankin niemals gelungen, das erste Hofmeisters-Körperchen zu beobachten, ebenso blieb ihm ihre morphologische Deutung unklar. Er ist geneigt, sie in dieser Arbeit als Zellen zu bezeichnen. Bei den Abietineen spielen sie während der Embryobildung keine morphologische Rolle und gehen allmählich zu Grunde. Trotz der Angaben Hofmeister's konnte

---

1) Goroschankin, Ueber die Corpuskeln und den Geschlechtsprocess bei den Gymnospermen. Wissenschaftliche Schriften der Moskauer Universität, Moskau 1880. (Dort finden sich auch die Angaben sämmtlicher Arbeiten, welche vom Jahre 1851—1880 erschienen sind.)

Goroschankin keine Hofmeister'sche Körperchen in der Eizelle der Cupressineen entdecken.

Seine Angaben wiederholte Goroschankin kurz in einer kleinen Broschüre, welche er im Jahre 1883 veröffentlichte. Dort schreibt der Verfasser: „Die Complexe und ihre einzelnen Elemente sind dieselben, welche Hofmeister unter dem Namen „Keimbläschen" beschrieben hat und welche keine Vacuolen sind (wie Strasburger meint), sondern grosse Aehnlichkeit mit Zellkernen besitzen."

Die Entdeckung Goroschankins des Befruchtungsvorganges bei den Coniferen und die Beschreibung der Hofmeister'schen Körperchen zwangen Strasburger, seine Beobachtungen zu wiederholen, was er im Jahre 1884 that. In seinem Artikel[1]) schreibt Strasburger bezüglich des Ursprungs der Hofmeister'schen Körperchen folgendes: „Goroschankin meint, es könnten die kugeligen, mit stark lichtbrechendem Inhalt erfüllten Gebilde, die im Protoplasma des Eies so zahlreich vertreten sind, nicht Vacuolen sein, sie hätten vielmehr grosse Aehnlichkeit mit Zellkernen. Die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen lehrten mich in der That, dass diese mit plastischen Stoffen erfüllten Gebilde nicht aus dem Zelllumen hervorgehen . . . finden vielmehr ihren Ursprung in den Maschen des das Ei aufbauenden Protoplasmas. Diese Maschen sind es, die sich mit plastischen Stoffen füllen, hierbei zum Theil stark anwachsen und sich abrunden. Dieser Ursprung verhindert mich nicht, sie als Vacuolen zu bezeichnen. Zwischen den grössten kugeligen Vacuolen solcher Art und polygonalen, mit den nämlichen Substanzen erfüllten Maschen des Protoplasmas sind oft alle Uebergänge vorhanden." [2]) Obgleich Strasburger also die Angaben Goroschankin's über die Entstehung der Hofmeister'schen Körperchen bestätigt, bleibt er bei seinem Standpunkte über ihre Natur als Vacuolen stehen.

Die neueren Beobachtungen, welche mit Hilfe moderner Untersuchungsmethoden — Microtomschnitte und Färbungen — gemacht wurden, bestätigten völlständig die Ansicht Strasburger's und beschreiben die Hofmeisters-Körperchen als Eiweissvacuolen. So schreibt Blackman, von dem eine der letzten Arbeiten über die Coniferen herrührt: „. . . Goroschankin seems tu have fallen into

---

1) Goroschankin, Ueber den Befruchtungsprocess bei Pinus Pumilio. Strassburg 1883.

2) Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. Jena 1884. pag. 50.

somewhat the same error as did Hofmeister, for he believed that the structures with highly refractive contents, which he found in the oosphere, were not real vacuoles, but of nuclear nature.“ [1]) Und weiter beschreibt er auf Seite 417 seiner Abhandlung die Hofmeister'schen Körperchen als wirkliche „Proteid-Vacuoles“, indem er auf Fig. 30 Taf. XIII seiner Arbeit hinweist. Es ist wahr, dass diese Abbildung keine Aehnlichkeit mit den Kernen zeigt, sondern sie stellt das Hofmeister'sche Körperchen im letzten Grade der Zerstörung durch die Reagentien dar. Wenn wir aber die anderen Abbildungen in der Arbeit des Verfassers näher betrachten, können wir auf den Fig. 18*a* u. *b*, 22, 24 und 26 eine Reihe der Hofmeisters-Körperchen sehen, welche gut fixirt sind und als Vacuolen kaum erklärt werden können. Auch Chamberlain bezeichnet auf seinen Abbildungen die fast vollständig zerstörten Hofmeisters-Körperchen als „proteid-vacuoles“ [2]), indem er aber schreibt, dass . . . „the proteid vacuoles bear a striking superficial resemblance to nuclei“.

Wenn man jetzt diese Literaturangaben mit einander vergleichen will, so kann man leicht bemerken, dass beinahe alle Forscher die Keimbläschen in der Eizelle der Coniferen für die Eiweissvacuolen halten. Gegen diese allgemeine, von Strasburger hauptsächlich aufgestellte Ansicht steht Goroschankin allein, indem er diesen Keimbläschen oder Hofmeisters-Körperchen die Kernnatur zuschreibt. Nur in einer vor Kurzem publicirten Arbeit beschreibt Wuicizki [3]) die Hofmeister'schen Körperchen bei Larix dahurica als geformte Elemente, ohne sich mit der Entstehungsfrage und Natur dieser Elemente zu beschäftigen. Seine Abbildungen und Photographien zeigen deutlich, dass es der Verfasser stets mit den stark durch die Reagentien deformirten Hofmeisters-Körperchen zu thun hat.

Eine andere Reihe der Arbeiten ist von bedeutender Wichtigkeit in der Frage über die Natur der Hofmeister'schen Körperchen.

Wie oben gesagt, war Goroschankin der erste, welcher die morphologischen Eigenschaften der Deckschichtzellen der Archegonien bei den Gymnospermen beschrieben hatte. Die Beobachtungen

---

1) Vernon H. Blackman, On the cytological features of fertilisation and related phenomena in Pinus silvestris L. Philos. Trans. of R. Soc. London. Ser. B. Vol. 190. 1898..

2) Chamberlain, Oogenesis in Pinus laricio. Botan. Gazette. 1899. pag. 273.

3) Wuicizki, Ueber die Befruchtung bei den Coniferen. Warschau 1899 (russisch).

Hirasé's[1]) und Ikeno's[2]) erklärten die physiologische Bedeutung dieser Zellen in den Archegonien von Ginkgo und Cycas.

Es gehen aus den Deckschichtzellen bei diesen Pflanzen die Eiweissstoffe ins Eiprotoplasma hinein. Diese sind entweder den Nucleolen der Deckschichtzellenkerne ähnlich (Ginkgo) oder die Kernsubstanz selbst gibt ihnen den Ursprung (Cycas).

Nach meinen[3]) eigenen Untersuchungen erscheinen in den Eizellen von Cephalotaxus die Eiweissstoffe, welche zuerst in den Kernen der Deckschichtzellen gebildet werden und von dort durch das Protoplasma der Deckschichtzellen ins Ei übergehen. Sie zeigen sich zuerst als winzige Körperchen, welche zur Zeit der Befruchtung zu riesigen schaumartigen Kugeln oder Netzen heranwachsen und gehen zu Grunde nach der stattgefundenen Befruchtung.

Die Arbeiten von Hirasé und Ikeno und meine Untersuchungen über Cephalotaxus zwangen mich zur Erforschung der Frage über die Natur und Entstehung der Hofmeister'schen Körperchen bei den Abietineen.

Da es mir gelungen ist, diese Frage zu entscheiden, publicire ich in dieser vorläufigen Mittheilung die Hauptresultate, indem ich hoffe, später eine ausführliche Bearbeitung derselben zu geben.

Das mir zur Verfügung stehende Material stellt die Samenknospen von Pinusarten (P. Cembra, P. montana, P. Peuce [strobus]), Abies sibirica und Dammara australis dar. Das Material war mit den verschiedenen Fixirungsflüssigkeiten bearbeitet. Während mit Flemmingsflüssigkeit fixirtes Material schöne, den lebenden sehr ähnliche Bilder gab, machte alc. abs. + ac. acet. es fast vollständig unbrauchbar[4]). Die weitere Beschreibung knüpft ausschliesslich (Dammara ausgenommen) an das mit Flemmingsflüssigkeit fixirte Material an.

Die Eizellen der Archegonien von Pinusarten in den sehr jungen Entwickelungsstadien haben ein sehr an Vacuolen reiches Protoplasma und einen Kern, welcher unmittelbar unter den Halszellen liegt. Die Deckschichtzellen, welche die Eizelle umgeben, sind zu dieser Zeit

---

1) Hirasé, Études sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba, the Journal of the College of Science, Tokyo 1895.

2) Ikeno, Untersuchungen über die Entwickelung . . . bei Cycas revoluta. Jahrbücher für Wiss. Botan. XXXII. 1898.

3) Arnoldi, Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. III. Embryogenie von Cephalotaxus Fortunei. Flora 1900.

4) Fischer, Fixirung, Färbung. . . . Jena 1899. pag. 8.

noch nicht vollkommen ausgebildet. Sie haben auch das vacuolige Protoplasma und mit einem oder mehreren Nucleolen versehene Kerne. Man kann in einigen Fällen die sich durch Einschnürung theilenden Kernkörperchen beobachten. Etwas später geht die Theilung der Deckschichtzellen vor sich. Die Theilungsebene liegt entweder in radialer oder in tangentaler Richtung zur Eizelle. Bei Pinus Peuce und montana sind die in tangentaler Richtung vor sich gehenden Theilungen selten, während sie bei P. Cembra öfters vorkommen. Es folgt daraus, dass die Deckschichtzellen an manchen Stellen zweireihig liegen. Ein solcher Fall ist auch auf der Figur 2 der Arbeit Blackman's abgebildet[1]). Die durch Theilung entstandenen Zellen sind entweder cubisch oder radiär zur Längsachse der Eizelle gezogen. Ihr Protoplasma wird allmählich vacuolenfrei, ihre Kerne werden gross, mit vielen Nucleolen versehen und mit der metaplastischen Substanz gefüllt. Nur die ganz in der Nähe des Halses liegenden Zellen behalten das vacuolige Protoplasma und kleine chromatinreiche Kerne.

Während dieser Veränderungen, welche in den Deckschichtzellen vor sich gehen, verdickt sich allmählich das Eiprotoplasma und zwar in der Richtung von der Peripherie nach dem Centrum. Wenn die peripherischen Theile des Eiprotoplasmas sich verdickt haben, fangen die Kerne an, aus den Deckschichtzellen in das Eiprotoplasma einzudringen. Alle Einzelheiten dieses merkwürdigen Vorganges sind deutlich zu beobachten. Die Kerne der Deckschichtzellen sind entweder kugelig oder ellipsoidisch; dann verlieren sie ihre regelmässige Gestalt, liegen an den Membranen, welche die Ei- und Deckschichtzellen trennen, fest an und geben kleine ameboidische Auswüchse, welche durch die Membransporen ins Eiprotoplasma eindringen. So sieht man auf der Fig. 1 zwei Kerne, von denen jeder den ersten Auswuchs gebildet hat, dann folgt eine Zelle, deren Kern theils in seiner Deckschichtzelle, theils in der Eizelle liegt; ganz nahe befinden sich zwei Kerne, von welchen der eine durch einen schmalen Schnabel mit der Deckschichtzelle verbunden ist, während der andere schon völlig in der Eizelle liegt. Die Abbildung 2 stellt uns dasselbe dar. Die links und rechts liegenden Kerne fangen erst ihren Uebergang an, während der mittlere Kern grösstentheils in der Eizelle liegt. Diese beiden Abbildungen illustriren die Kernwanderung bei Pin. Cembra. Die Abbildungen 3, 4 und 5 zeigen denselben Vorgang bei P. Peuce (3), Pin. montana (4) und Abies sibirica (5).

---

[1]) Blackman, l. c.

Wie oben gesagt, haben die Kerne in der Regel mehrere Nucleolen. Diese wandern auch mit ihren Kernen ins Eiprotoplasma ein. Entweder gehen sie mit den ersten Auswüchsen oder allmählich mit der Hauptmasse des Kernes über. Aber die Nucleolen bleiben nicht lange in den Kernen, welche schon übergegangen sind. Sehr bald verschwinden sie aus den Kernen vollständig. Die Fig. 7 zeigt die nach einander folgenden Stadien des Vorganges des Verschwindens. Die Fig. 7 *a* zeigt die Kernkörperchen von gewöhnlicher Gestalt, auf der Fig. 7 *b* sieht man, dass die Kernkörperchen in die Länge gezogen sind, die Fig. 7 *c* stellt dar, dass die Kernkörperchen zusammengeflossen sind und auf der Peripherie des Kernes sich angesammelt haben, auf den Abbildungen 7 *d* und *e* sieht man, dass die Kernkörperchen als feine sichelartige Wülste auf der Kernperipherie verbreitet sind. Endlich verschwinden sie vollständig, was auf der Fig. 9 abgebildet ist. Nach diesem Verschwinden der Nucleolen bleiben die Kerne entweder ganz homogen, oder man kann auf ihnen einige Körnchen unterscheiden, welche aber gar nicht im Stande sind, die Farbe aufzuspeichern. Während die Fig. 7 und 9 die Kerne von P. Cembra darstellen, zeigt die Fig. 8 *a*, *b*, *c* dieselben von Abies sibirica.

Als Resultat dieses Ueberganges entstehen kernlose Deckschichtzellen einerseits und die mit vielen Kernen versehene Eizelle andererseits.

Indem ich mich später zu eingewanderten Kernen wende, gehe ich zu kernlosen Zellen über.

Bei Pin. Cembra, wie oben gesagt, sind die Deckschichtzellen in der Regel zweireihig angeordnet. Während die kernlosen Zellen allmählich zu Grunde gehen, nehmen die Zellen der zweiten Reihe ihre Stelle ein. Die Fig. 2 zeigt, dass die Zellen der zweiten Reihe ebenso wie die Zellen der ersten Reihe gebaut sind. Näher werde ich auf diesen Vorgang in der vorläufigen Mittheilung nicht eingehen.

Etwas ganz anderes kann man in den Deckschichtzellen von P. Peuce und montana als Regel und bei P. Cembra seltener beobachten: es gehen die Kerne aus den benachbarten Endospermzellen in die kernlosen Deckschichtzellen über. So zeigt die Fig. 3, dass aus einer Deckschichtzelle von P. Peuce der Zellkern ins Ei wandert, während aus einer mehr nach aussen liegenden Endospermzelle, die zweikernig ist, der eine Kern in diese Deckschichtzelle eindringt, der andere aber in der Zelle selbst bleibt. Auf der Fig. 4 sieht man denselben Vorgang bei P. montana; endlich auf der Fig. 6 (P. Peuce) kann man beobachten, dass eine Endospermzelle drei Kerne hat, von denen einer in eine Zelle, der andere in eine andere

Zelle übergeht. Diese letzte Zelle zeigt auch einen zweiten, auch im Uebergang begriffenen Kern. Diese Thatsachen erklären, warum in den Deckschichtzellen in den späteren Stadien immer Kerne vorhanden sind.

Die in die Eizelle übergangenen Kerne liegen anfangs in der Nähe der Deckschichtzellen (Fig. 1, 2) und während die neuen Kerne ins Eiprotoplasma einwandern, gehen die schon übergegangenen in die mittleren Theile des Eies über. Die Fig. 9 zeigt die in den peripherischen Theilen sehr zahlreichen und in der Mitte vereinzelt liegenden Kerne.

Zu dieser Zeit stellen die übergegangenen Kerne homogene, stärker als Protoplasma lichtbrechende Körper, deren Grösse durchschnittlich zwischen 16—20 μ schwankt. Ebensolche Grösse und dieselbe Gestalt haben die von Goroschankin beschriebenen jungen Hofmeister'schen Körperchen in lebendigem Zustande und, wenn wir alle weiteren Veränderungen der Kerne verfolgen, können wir vollkommen die Angaben Goroschankin's über die Veränderungen der Hofmeister'schen Körperchen bestätigen.

Ich werde hier nun einige kurze Angaben und Abbildungen bringen [1]). Nur in ganz jungen Stadien sind die Kerne einzeln vorhanden. Sehr bald erscheinen die Zwillinge und die Complexe, welche das Maximum ihrer Entwickelung während der Befruchtung erreichen. Die Fig. 10 zeigt einen Kern in einem späteren Entwickelungsstadium. Man kann in ihm zwei Körperchen unterscheiden, welche dicker sind als die andere Substanz. Auf der Fig. 11 sieht man einen Complex, welcher aus solchen einzelnen Körperchen gebaut ist. Die Fig. 12 *a*—*c* zeigen die allmählichen Veränderungen, welche in den übergegangenen Kernen von Abies sibirica vor sich gehen. Man sieht hier, dass ein zuerst homogener Kern einen verdickten Mitteltheil und einen feineren peripherischen Theil ausbildet.

Die Abbildungen, welche Goroschankin für die späteren Entwickelungsstadien der Hofmeisters-Körperchen auf Tafel VIII [2]) seiner Arbeit zeichnet, stimmen mit den oben beschriebenen vollständig überein.

Oben habe ich betont, dass es niemals Goroschankin gelungen war, das erste oder einzige Hofmeister'sche Körperchen in dem Eiprotoplasma zu beobachten. Der von mir beschriebene Uebergangsprocess der Kerne aus der Deckschichtzelle erklärt auch diesen ständigen Misserfolg Goroschankin's. Als Beispiel kann ich zeigen,

---

1) Die Bildung der Zwillinge und Complexe soll noch genauer untersucht werden.

2) Goroschankin, l. c. Tafel VIII Fig. 83, 84, 85.

dass ich auf einer Serie Schnitte mehr als 150 im Uebergange begriffene Kerne beobachten konnte.

Es ist also durch meine Beobachtungen festgestellt, dass die von Goroschankin beschriebenen Hofmeister'schen Körperchen keine Eiweissvacuolen, sondern die aus den Deckschichtzellen übergegangenen Kerne sind.

Während meine Untersuchungen die Angaben und Beschreibung Goroschankin's über die Hofmeisters-Körperchen bestätigen, ist zwischen denselben doch ein Unterschied und zwar ein nicht unbedeutender. Die jüngsten Entwickelungsstadien der Hofmeisters-Körperchen konnte Goroschankin bei Dammara australis verfolgen. Dort treten sie als winzige Körperchen auf, welche entweder rund oder ellipsoidisch und von sehr verschiedener Grösse sind. Die Fig. 58 und 59 der Tafel VI der Abhandlung Goroschankin's zeigen diese Körperchen. In keinem Falle können sie als übergegangene Kerne erklärt werden, da ihre ursprünglichen Dimensionen kaum denjenigen der Nucleolen gleich sind. Das zwang mich, die Hofmeister'schen Körperchen von Dammara wieder zu untersuchen. Das mir zur Verfügung stehende Material war von Prof. Goroschankin im Jahre 1880 gesammelt und war dasselbe, welches ihm für seine Beobachtungen gedient hatte. Ich konnte mich überzeugen, dass sich bei Dammara keine Hofmeister'schen Körperchen im Sinne Goroschankin's finden. In der Eizelle von Dammara sind ebensolche Körperchen vorhanden, welche ich vor kurzem bei Cephalotaxus [1]) beschrieben habe. Die Fig. 13 und 14 zeigen diese Körperchen bei Dammara. Sie stellen entweder ganz winzige homogene Kügelchen dar, oder man sieht in ihnen eine oder mehrere Vacuolen. Die grossen Körperchen stellen grosse schaumartige Gebilde dar, welche entweder kugelig sind oder eine unregelmässige Form bekommen — d. h. vollständig denjenigen von Cephalotaxus ähnlich sind [2]). In den Deckschichtzellen von Dammara sieht man ebensolche Körperchen, welche ausserhalb des Kernes im Protoplasma liegen (Fig. 13). Da ich kein fortdauernd gesammeltes Material habe, kann ich nicht bestimmt sagen, ob diese Körperchen in den Deckschichtzellen gebildet worden sind und von dort ins Eiprotoplasma übergehen; ich halte dies aber für höchst wahrscheinlich. Diese Beobachtung also erklärt den einzigen aber sehr wichtigen Unterschied zwischen meinen Angaben

---

1) Arnoldi, l. c.

2) Man vergleiche die Fig. 13, 14 dieser Arbeit mit den Fig. 8, 9 und 11 der Abhandlung über Cephalotaxus.

und denjenigen von Prof. Goroschankin. In dieser Beziehung stellt Dammara ein sehr interessantes Beispiel dar. Nach ihrem allgemeinen morphologischen Bau ist diese Coniferengattung den Araucariaceen und Abietineen nahe verwandt. Ihre Archegonien aber zeigen dieselben Verhältnisse, welche bis jetzt nur bei Taxoideen gefunden wurden.

Es haben alle diese Beobachtungen gezeigt, dass in den Archegonien der Abietineen keine morphologisch bedeutungslosen einfachen oder zusammengesetzten Eiweissvacuolen sind, wie Strasburger und andere Coniferenforscher meinen, sondern dass die Zellkerne aus den Deckschichtzellen ins Eiprotoplasma übergehen. Bald nach dem Uebergange verlieren sie ihre Kernkörperchen und verwandeln sich in die Gebilde, welche von Hofmeister Keimbläschen, von Goroschankin Hofmeister'sche Körperchen genannt wurden. In dieser Beziehung stehen die Abietineen nicht einsam unter allen anderen Coniferen. Nur die Cupressineen (nach Goroschankin) und die ihnen verwandten Taxodineen (nach meinen Untersuchungen) entbehren der Hofmeister'schen Körperchen.

Bei Ginkgo (nach Hirasé) Cephalotaxus und Dammara (?) (nach meinen Angaben) gehen Eiweissstoffe, welche in den Zellkernen der Deckschichtzellen ihren Ursprung nehmen, in die Eizelle über. Es ist wahrscheinlich, dass bei Taxus auch derselbe Vorgang stattfindet. Wenigstens sprechen dafür die Angaben und Abbildungen Hofmeister's und die Fig. 23 und 25 der Arbeit Jaeger's[1]). Bei Cycas (nach Ikeno) gehen die Kernstoffe fast unmittelbar aus den Deckschichtkernen ins Eiprotoplasma über.

Endlich dringen bei den Abietineen die Kerne der Deckschichtzellen selbst in die Eizelle ein. Bei allen hier erwähnten Pflanzen dienen die Eiweisskörper und Hofmeister'schen Körperchen zur Ernährung des Embryos und spielen keine morphologische Rolle in der Embryobildung.

Die weiteren Untersuchungen werden zeigen, wie weit diese Gebilde bei den Gymnospermen verbreitet sind, und welche Bedeutung sie für ihren individuellen Entwickelungsgang haben.

München, Pflanzenphysiologisches Institut, Februar 1900.

---

1) Jaeger, Beiträge zur Kenntniss der Endospermbildung und zur Embryologie von Taxus baccata. Flora 1899.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Pinus Cembra. Das Eindringen der Kerne aus den Deckschichtzellen ins Eiprotoplasma. Verg. 500.
Fig. 2. Dieselbe Pflanze. Die Deckschichtzellen sind zweireihig angeordnet. Verg. 750.
Fig. 3. Pinus Peuce. Ein Endospermkern dringt in die Deckschichtzelle ein. Verg. 750.
Fig. 4. Pinus montana. Idem. Verg. 750.
Fig. 5. Abies sibirica. Derselbe Vorgang. Verg. 500.
Fig. 6. Pinus Peuce. Das Eindringen der Kerne aus Endospermzellen in die Deckschichtzellen. Verg. 750.
Fig. 7*a*—*e*. Pinus Cembra. Das allmähliche Verschwinden der Nucleolen aus den ins Ei übergegangenen Kernen. Verg. 750.
Fig. 8*a*—*c*. Abies sibirica. Derselbe Vorgang. Verg. 500.
Fig. 9. Pinus Cembra. Ein Theil des Eiprotoplasmas, der die übergegangenen Kerne zeigt. Die Kerne haben ihre Nucleolen verloren. Verg. 750.
Fig. 10. Pinus montana. Ein übergegangener Kern in einem späteren Stadium. Verg. 750.
Fig. 11. Dieselbe Pflanze. Ein Complex in demselben Stadium. Verg. 750.
Fig. 12*a*—*c*. Abies sibirica. Die Veränderungen der übergegangenen Kerne. Verg. 750.
Fig. 13. Dammara australis. Zwei Deckschichtzellen und ein Theil des Eiprotoplasmas mit den vacuolirten Körperchen. Verg. 750.
Fig. 14. Dieselbe Pflanze. Zwei schaumartige Körperchen aus dem Eiprotoplasma. Verg. 750.

Ueber die Verbreitung des Carotins im Pflanzenreiche.

Von

Tine Tammes,

Assistentin am botanischen Laboratorium der Universität Groningen.

(Hierzu Tafel VII.)

Einleitung.

Wenn man die Litteratur und die Lehrbücher der letzten Jahrzehnte nachschlägt mit der Absicht sich ein klares Bild von unseren Kenntnissen über die pflanzlichen gelben oder rothen Plastidenfarbstoffe und deren Beziehungen zu einander zu schaffen, wird man erstaunt sein von der grossen Menge entgegengesetzter Meinungen bei verschiedenen Autoren. Wohl auf kaum einem anderen Gebiete der Botanik herrscht so wenig Uebereinstimmung wie hier und die meisten Forscher sind bei ihren Untersuchungen dieses Gegenstandes zu verschiedenen Resultaten gelangt. Dies rührt ohne Zweifel zum grossen Theil daher, dass fast niemals die verschiedenen Untersucher sich mit Farbstoffen aus denselben Pflanzen oder Pflanzentheilen beschäftigten, so dass ein Vergleich mit den Resultaten anderer von vorne herein fast immer ausgeschlossen war. Auf diese Weise sind viele Untersuchungen entstanden über das Carotin aus der Wurzel von Daucus Carota, über den gelben Begleiter des Chlorophylls und über die Farbstoffe aus Blüthen, Früchten, aus gelbbunten, herbstlich vergilbten und etiolirten Blättern. Jeder Forscher findet andere Stoffe, die sich entweder optisch oder chemisch ein wenig verschieden verhalten von denjenigen, welche andere Autoren beschrieben.

Bei diesen Untersuchungen hat man im Allgemeinen zwei Methoden gefolgt. Ein Theil der Forscher beschäftigte sich hauptsächlich mit den physikalischen Eigenschaften, zumal dem optischen Verhalten, indem andere mehr die chemischen Eigenschaften studirten. Sowohl bei der optischen als bei der chemischen Untersuchung wurden meistens die Farbstoffe aus den Pflanzentheilen extrahirt und in verschiedenen Lösungsmitteln untersucht, nur sehr selten wurden lebende Objecte bei den Versuchen verwendet. Hieraus erklärt sich theilweise die grosse Verschiedenheit der Resultate, weil besonders bei der spectralanalytischen Untersuchung das Lösungsmittel Einfluss auf das Absorptionsspectrum ausübt.

Die erste, mehr ausführliche, spectralanalitische Studie war von Kraus[1]) über das Chlorophyll, die Farbstoffe von etiolirten Pflanzen und von Blüthen, und die ersten chemisch-anatomischen Arbeiten über die Farbstoffe von Blüthen und Früchten waren von Marquart[2]) und Weiss[3]). Seitdem ist eine überaus grosse Zahl von spectralanalytischen und chemischen Untersuchungen über die Farbstoffe publicirt, und es ist nicht meine Absicht, von diesen eine vollständige Uebersicht zu geben. Die vorliegenden Untersuchungen stehen grossentheils vereinzelt, fast ohne Zusammenhang mit anderen da, und besonders gilt dies für die älteren Bestrebungen auf diesem Gebiete. Es würde daher die Besprechung der Litteratur grossentheils eine blosse Aufzählung der verschiedenen, nach einander gefundenen Resultate sein müssen und es würde nicht möglich sein, eine ausführliche, übersichtliche Darstellung von dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse zu geben. Ich verzichte also darauf und werde im Folgenden nur diejenigen Arbeiten besprechen, welche mit meiner eigenen Untersuchung im nächsten Zusammenhang stehen. Nur eines möchte ich als Gesammtresultat meiner Litteraturstudie hervorheben; dass sich nämlich die Ansichten in bestimmter Hinsicht im Laufe der Zeit erheblich geändert haben.

In den älteren Arbeiten findet man im Allgemeinen das Bestreben, eine sehr grosse Zahl verschiedener Farbstoffe zu unterscheiden. Ich führe als Beispiel Sorby[4]) an, der die Zahl der Pflanzenfarben, mit Inbegriff der löslichen Farbstoffe, auf mehrere Hundert veranschlagte. Die Forscher betrachteten den kleinsten Unterschied in den beobachteten Eigenschaften als genügend, um den Farbstoffen verschiedene Namen beizulegen. Aus dieser Zeit rühren also die vielen Namen her, welche die Litteratur so beschwerlich machen. Viele dieser Namen sind nur von einem einzigen Forscher benutzt, so dass, wie Tschirch es in seiner Arbeit „Untersuchungen über das Chlorophyll“ [5]) thut, nothwendig wird, auch die Namen der Autoren hinzuzufügen

---

1) Kraus, Zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe und ihrer Verwandten, 1872.

2) Clamor Marquart, Die Farben der Blüthen, 1835.

3) Weiss, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte des Farbstoffes in Pflanzenzellen. Sitzungsbericht der k. Akad. der Wiss., Wien, Bd. L. Erste Abth. 6 und Bd. LIV. Erste Abth. 7.

4) Sorby, On comparative vegetable Chromatology. Proc. of the Royal. Soc. Vol. XXI, 1873.

5) Tschirch, Landw. Jahrb. 1884.

zum Bezeichnen der Körper, von welchen die Rede ist. Ich werde hier keine vollständige Aufzählung der Nomenclatur, welche sich im Laufe der Zeit bei der Studie der pflanzlichen Farbstoffe gebildet hat, geben, nur die Namen: Xanthophyll [Kraus[1]), Sorby[2])], Etiolin [Pringsheim[3])], Anthoxanthin [Marquart[4]), Frank[5]), Wiesner[6])], Phylloxanthin [Frémy[7])], Xanthin [Dippel[8]), Frank[6])], Erythrophyll [Bougarel[9])] und Chrysophyll [Hartsen[10])] mögen als Beispiele genügen.

Dazu kommt noch, dass dieselben Namen oft für verschiedene Stoffe benutzt werden. So umfasst die Erythrophyllgruppe von Sorby[12]) die rothen und blauen Substanzen, das heisst die Farbstoffe des Zellsaftes. Bougarel[13]) nennt Erythrophyll einen Begleiter des Chlorophylls in einigen Blättern, während Borodin[14]) es als constanten Begleiter des Chlorophylls betrachtet und es zu einer seiner zwei Gruppen von krystallisirbaren Nebenpigmenten des Chlorophylls fügt. Nach Vines[15]) dagegen ist Erythrophyll wieder der im Zellsaft gelöste Farbstoff und Frank[16]) gibt den Namen Erythrophyll einem rothen Farbstoffe, der sich manchmal abscheidet, wenn Chlorophyll mit Säuren in Berührung kommt. Zuletzt benutzt Stahl[17]) noch den Namen Erythrophyll zur Bezeichnung des rothen Zellsaftes im Gegensatz zu Cyanophyll dem blauen Zellsaft.

---

1) Kraus, l. c., pag. 93.

2) Sorby, l. c., pag. 458.

3) Pringsheim, Ueber die Absorptionsspectra der Chlorophyllfarbstoffe. Monatsber. der k. Akad. der Wiss., Berlin, Oct. 1874, pag. 632.

4) Clamor Marquart, l. c. pag. 66.

5) Frank, Lehrbuch der Botanik, I. pag. 40, 42 und 645.

6) Wiesner, *Elemente* der wissenschaftlichen Botanik, pag. 300.

7) Frémy, Recherches sur la matière colorante verte des feuilles. Comptes rendus. T. L, 1860, pag. 410.

8) Dippel, Einige Bemerkungen über die Gemengtheile des Chlorophylls. Flora 1878, pag. 22.

9) Bougarel, Bot. Jahresber. 1877, pag. 729. Die ursprüngliche Arbeit in Bull. d. l. Soc. *Chim.* de Paris, 1877, N. S. T. 27, stand mir nicht zur Verfügung.

10) Hartsen, Neue Untersuchungen über das Chlorophyll, Chem. Centralbl. 1872, pag. 525.

11) Sorby, l. c.

12) Bougarel, l. c.

13) Borodin, Ueber krystallinische Nebenpigmente des Chlorophylls. *Mélanges biologiques de St. Pétersbourg*, T. XI, pag. 512.

14) Vines, Text-book of Botany, pag. 114.

15) Frank, l. c. pag. 642.

16) Stahl, Ueber bunte Laubblätter.

In dieser Zeit war also jeder Forscher geneigt, den von ihm untersuchten Farbstoff für etwas anderes als die von anderen Autoren beschriebenen Farbstoffe zu halten. Nachher aber brach sich eine andere Richtung Bahn und fing man mehr an, die Farbstoffe aus verschiedenen Pflanzentheilen mit einander zu vergleichen und die Aufmerksamkeit auf die übereinstimmenden Eigenschaften zu lenken. Als Beispiel führe ich die ausführliche Arbeit von Tschirch[1]) an. Er untersuchte den gelben Begleiter des Chlorophylls, den Farbstoff von Blüthen, von herbstlich vergilbten und etiolirten Blättern und gelangte besonders nach spectralanalytischen Versuchen zur Ueberzeugung, dass wenigstens die drei ersten dieser Farbstoffe nahe mit einander verwandt sind. Er bleibt aber noch dabei, auf Grund der von ihm beobachteten Differenzen der Spectra, eine Phylloxantin- (inclusive Etiolin), eine Xanthophyll- und eine Anthoxanthingruppe unterscheiden.

Nachher findet man in der Litteratur mehr und mehr ein Bestreben, die Farbstoffe zusammenzufassen und ihre Identität zu beweisen. Ein bedeutender Schritt in dieser Richtung rührt von Arnaud[2]) her, indem er den Farbstoff der Mohrrübe, das Carotin als Begleiter des Chlorophylls in Laubblättern nachwies. Auch in Früchten, wie in der Tomate, fand er denselben Farbstoff.

Auf ihn folgte eine lange Reihe von Forschern, die Farbstoffe aus wieder anderen Pflanzentheilen zum Gegenstand ihrer Untersuchungen wählten und immer mehr dazu neigten, auch diese, sei es mit dem Carotin von Daucus Carota oder mit einem anderen gelben Farbstoff für identisch zu erklären.

Hansen[3]) betrachtete den Farbstoff etiolirter Blätter und einiger Blüthen als identisch mit dem gelben Begleiter des Chlorophylls der Laubblätter, dem Chlorophyllgelb, wie er es nannte, und theilte schliesslich Arnaud's Meinung, dass dieses Chlorophyllgelb identisch mit dem Carotin sei. Courchet[4]) kam zur Ueberzeugung, dass die Farbstoffe der Blüthen und Früchte sich auf eine geringe Zahl beschränken.

---

[1]) Tschirch, l. c.

[2]) Arnaud, Recherches sur les matières colorantes des feuilles; identité de la matière rouge orangé avec la carotine. Comptes rendus. T. C. 1885. Ferner T. C II. 1886.

[3]) Hansen, Die Farbstoffe der Blüthen und Früchte. 1884. — Der Chlorophyllfarbstoff und weitere Untersuchungen über den grünen und den gelben Chlorophyllfarbstoff. Arbeiten des Würzburger Institutes. Bd. III. 1888. pag. 123 und pag. 430.

[4]) Courchet, Recherches sur les chromoleucites. Ann. d. Sc. nat. Ser. VII. T. VII. 1888.

Er unterschied drei Gruppen: die gelben Farbstoffe, welche immer amorph sind und auf keine Weise krystallisirt werden können; die gelb-orangen und roth-orangen Farbstoffe, welche amorph oder krystallisirt vorkommen und meistens wohl krystallisirt werden können, und den Farbstoff der Plastiden aus den Blumen von Aloë. Später gelang es Immendorf[1]), ausser in grünen und etiolirten Blättern auch in herbstlich vergilbten Blättern Carotin nachzuweisen.

Auf diese Weise hat sich im Laufe der Zeit unsere Kenntniss über das Auftreten des Carotins ausgebreitet und hat man immer mehr Pflanzentheile gefunden, in denen dasselbe vorkommt. Als von besonderer Wichtigkeit in dieser Hinsicht muss ich die Arbeit von Schrötter[2]) erwähnen. Dieser Forscher, dem es gelang, Carotin im Arillus von Afzelia Cuanzensis aufzuweisen, zeigt sich besonders zur Annahme geneigt, die gelben Farbstoffe, deren Vorkommen in verschiedenen Pflanzentheilen von so vielen Autoren beschrieben wird, als eine „homologe“ Reihe zu betrachten und schlägt für alle zusammen den Namen „Lipoxanthin“ vor. Die von ihm versprochene Monographie der gelben Farbstoffe, in welcher er sich vornimmt, diese Anschauungen aus der Litteratur und durch eigene Untersuchungen zu bestätigen, ist, so viel ich weiss, nicht erschienen.

Bei verschiedenen Forschern findet man also in späteren Jahren die bestimmt ausgesprochene Ansicht, dass die gelben und rothen Plastidenfarbstoffe gar nicht so verschieden sind, wie man es früher meinte.

Auch Pfeffer sagt in seiner Pflanzenphysiologie[3]), nachdem er den Chlorophyllgehalt der Chloroplasten besprochen hat: „daneben scheinen gelbe Farbstoffe aus der Gruppe der Carotine nie zu fehlen, die auch in etiolirten und soweit bekannt, sich auch in denjenigen Chloroplasten finden, die durch das Hinzukommen von rothen, braunen u. s. w. Farbstoffen ein anderes Colorit angenommen haben“. Und weiter (S. 298) über die gelben Farbstoffe redend, sagt er: „Die gelbrothen Farbstoffe sind zwar nach ihrem spectroscopischen und chemischen Verhalten nicht ganz identisch, doch scheinen alle dem Carotin verwandt zu sein und können vielleicht als Carotine zusammengefasst werden. Jedenfalls ist auch das typische Carotin in grünen

---

1) Immendorf, Das Carotin im Pflanzenkörper u. s. w. Landw. Jahrb. Bd. 8. 1889.

2) Schrötter-Kristelli, Ueber ein neues Vorkommen von Carotin in der Pflanze. Bot. Centralbl. 1895. Nr. 2.

3) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., pag. 296.

und andersfärbigen Chlorophyllkörpern allgemein verbreitet und manche der gefundenen Abweichungen dürften wohl nur durch fremde Beimengungen bedingt sein. Wie weit das zutrifft, oder wie weit es sich bei den als Xanthophyll, Etiolin, Protochlorophyll, Haematochrom bezeichneten Körpern um besondere Carotine oder Carotinverbindungen handelt, muss die Zukunft entscheiden.“ Aber nicht nur findet man bei mehreren Forschern die Meinung, dass im Allgemeinen die verschiedenen gelben Farbstoffe alle identisch mit Carotin sein könnten, auch in einer sehr grossen Zahl der verschiedensten Abhandlungen, in denen zwar nicht die Gleichartigkeit der gelben und rothen Farbstoffe im Allgemeinen betont wird, findet man dennoch die Identität solcher Farbstoffe für manche besondere Fälle in den Vordergrund gestellt. Ich habe mir diese Fälle aus der Litteratur zusammengesucht und werde davon eine Uebersicht geben. Ich lenkte meine Aufmerksamkeit auf alle gelben bis rothen Farbstoffe der Plastiden, d. h.: auf das Carotin (nur im Sinne des Farbstoffes aus der Wurzel von Daucus Carota), den gelben Begleiter des Chlorophylls, den Farbstoff gelbbunter, etiolirter und herbstlich gelber Blätter und den Farbstoff aus Blüthen und Früchten. In der folgenden Tabelle sind in der ersten Spalte jedesmal diejenigen Pflanzentheile, deren Farbstoffe identisch oder wahrscheinlich identisch genannt sind, zusammengefügt. Bei den grünen Blättern ist selbstverständlich nur die Rede von dem gelben Begleiter des Chlorophylls. Die Namen der Autoren, welche die Farbstoffe als identisch betrachteten, sind hinter denen der Pflanzentheile in der zweiten Spalte zusammengestellt. Hinter diesen Namen findet man die Namen, welche von diesen Forschern für die betreffenden Farbstoffe gebraucht wurden.

Grüne Blätter Etiolirte Blätter	Wiesner[1]) (Xanthophyll, Etiolin); Hansen[2]) (Chlorophyllgelb, Etiolin); Van Tieghem[3]) (Xanthophyll, Etiolin).
Etiolirte Blätter Blüthen	Wiesner[4]) [nahe verwandt] (Anthoxanthin).
Blüthen Grüne Blätter	Hansen[5]) (Chlorophyllgelb); Tschirch[6]) (wahrscheinlich).

---

1) Wiesner, l. c. pag. 49 und 50.

2) Hansen, l. c.

3) Van Tieghem, Traité de Botanique I. 1891, pag. 495.

4) Wiesner, l. c. pag. 188.

5) Hansen, l. c.

6) Tschirch, Untersuchungen über das Chlorophyll, Ber. d. D. Botan. Ges. Bd. I, 1883.

Grüne Blätter Wurzel von Daucus Carota	Arnaud[1]) (Carotin); Hansen[2]) (Chlorophyllgelb); Marchlewski[3]) [wahrscheinlich] (Xanthophyll, Carotin); Molisch[4]) [wahrscheinlich] (Xanthophyll Carotin).
Wurzel von Daucus Carota Früchte	Arnaud[5]) (Carotin); Frank[6]) (Anthoxanthin).
Früchte Blüthen	Hansen[7]).
Blüthen Etiolirte Blätter Grüne Blätter	Kraus[8]) (Xanthophyll).
Grüne Blätter Vergilbte Blätter Blüthen	Dippel[9]) (Xanthin).
Blüthen Früchte Wurzel von Daucus Carota	Van Tieghem[10]) (Carotin).
Wurzel von Daucus Coreta Grüne Blätter Etiolirte Blätter Herbstlich gelbe Blätter	Immendorf[11]) (Carotin).

Aus dieser Uebersicht geht hervor, wie verschiedene Forscher die Farbstoffe in allen möglichen Combinationen als identisch erkannt haben. Wäre die Methode der Untersuchung in allen Fällen vollständig dieselbe gewesen, so könnte man ohne Weiteres auf die Identität aller dieser Farbstoffe schliessen. Dem ist aber nicht so und deshalb findet man in dieser Tabelle nur einen allerdings sehr wichtigen Fingerzeig, dass es möglich sein wird, die Identität der gelben Farbstoffe aus sehr verschiedenen Pflanzentheilen festzustellen. Dazu kommt, dass man bis jetzt fast nur die höheren Pflanzen in den Kreis dieser Untersuchungen gezogen hat und von dem Vorkommen gelber Farbstoffe speciell bei den Algen wenig bekannt ist, obgleich gerade

---

1) **Arnaud**, l. c.

2) **Hansen**, l. c.

3) **Marchlewsky**, Die Chemie des Chlorophylls. 1895, pag. 66 und 72.

4) **Molisch**, Die Krystallisation und der Nachweis des Xanthophylls (Carotins) im Blatte. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. XIV, 1896, pag. 27.

5) **Arnaud**, l. c.

6) **Frank**, l. c. pag. 40 und 42.

7) **Hansen**, l. c.

8) **Kraus**, l. c. pag. 91.

9) **Dippel**, l. c. pag. 25.

10) **Van Tieghem**, l. c.

11) **Immendorf**, l. c.

diese Pflanzen seit Engelmann's Arbeiten in solcher Hinsicht ein hohes Interesse beanspruchen.

Ich hielt es also für eine sehr dankbare Aufgabe, die gelben und rothen Plastidenfarbstoffe in den verschiedensten Pflanzen und Pflanzentheilen zu studiren und zwar nach Methoden, die es gestatten würden, sich ein bestimmtes Urtheil über die Frage nach der Identität dieser Farbstoffe zu bilden. Ich hoffe zu zeigen, dass in der That der gelbe Farbstoff der Mohrrübe, das Carotin sich durch das ganze Pflanzenreich in den verschiedensten Organen nachweisen lässt.

Methode.

Bei meiner Untersuchung habe ich selbstverständlich nur diejenigen Methoden gewählt, nach welchen alle Pflanzentheile und Objecte ohne Unterschied auf vollkommen dieselbe Weise behandelt werden konnten. Nur wenn man alle Farbstoffe, welche man vergleichen will, ganz gleichen Verhältnissen aussetzt, ist man berechtigt, über ihre Identität bez. Nichtidentität zu urtheilen. Ich habe deshalb ganz auf die optische Untersuchung verzichtet, auch habe ich nicht, wie meistens von den Forschern bei chemischer Untersuchung gethan wurde, die Farbstoffe aus den Pflanzentheilen extrahirt. Obgleich ohne Zweifel durch geeignete Lösungsmittel und Trennungsmethoden die unveränderten Farbstoffe rein erhalten werden können, so hat jedenfalls die Untersuchung der Farbstoffe im Pflanzentheile selbst grösseren Werth. Ich habe mich daher auf die mikrochemische Untersuchung der Pflanzentheile beschränkt und zwar nach drei Methoden gearbeitet:

1. habe ich die Anwendung einer Reihe chemischer Reagentien, welche zur Feststellung der Identität des Carotins der Mohrrübe dienen können, auf die gelben Farbstoffe verschiedensten Ursprungs versucht;
2. habe ich nach der von Molisch[1]) für grüne und etiolirte Blätter erfundenen Methode gearbeitet, welche es gestattet, das etwa vorhandene Carotin im Pflanzentheile selbst auskrystallisiren zu lassen und
3. habe ich durch Behandlung mit verdünnten Säuren ebenfalls das Carotin in den Zellen auskrystallisiren lassen. Diese Methode gab nicht in allen Fällen so gute Resultate wie die beiden vorigen, aber hat doch zur Bestätigung der gefundenen Resultate sehr wesentlich beigetragen.

---

1) Molisch, l. c.

I. Die Untersuchung mit Schwefelsäure, Salpetersäure, Salzsäure, die etwas Phenol enthält und mit Bromwasser.

Aus den mannigfaltigen Reagentien, welche von den verschiedenen Autoren als kennzeichnend für Carotin, für Blüthenfarbstoffe oder für das Xanthophyll als Begleiter des Chlorophylls beschrieben sind, wählte ich vier. Diese sind: concentrirte Schwefelsäure, concentrirte Salzsäure, der etwas Phenol zugefügt ist, concentrirte Salpetersäure und Bromwasser.

Die concentrirte Schwefelsäure färbt, wie schon lange Zeit bekannt ist, die rothgelben Chromatophoren aus der Mohrrübe prachtvoll dunkelblau. Auch wurde schon im Jahre 1835 von Marquart[1]) erwähnt, dass gelbe Blüthen durch concentrirte Schwefelsäure „dunkel indigoblau" gefärbt werden. Seine Annahme, dass alle gelben Blumen, auch die, welche den Farbstoff im Zellsaft gelöst enthalten, diese Reaction aufweisen, ist aber fehlerhaft, denn der in Wasser lösliche gelbe Farbstoff färbt sich durch concentrirte Schwefelsäure nicht blau. In der letzten Zeit ist die blaue Farbe von mehreren Untersuchern beobachtet bei der Einwirkung von starker Schwefelsäure auf verschiedene gelbe Farbstoffe, welche sie aus grünen Blättern, Blüthen oder Früchten extrahirt hatten. Auch beschrieben einige Forscher die blaue Farbe der Reaction mit starker Schwefelsäure, wenn sie dieselbe auf die Pflanzentheile selbst hatten einwirken lassen.

Salzsäure, die etwas Phenol enthält, wird zuerst von Molisch[2]) als ein Reagens auf die von ihm erhaltenen Krystalle des Xanthophylls aus den grünen Blättern erwähnt. Dieses Reagens erwies sich mir bei meiner Untersuchung als ein geeignetes, gleichwie die concentrirte Salpetersäure und das Bromwasser. Alle drei geben wie die Schwefelsäure eine dunkelblaue Farbe. Ausserdem habe ich dann und wann die Löslichkeit in Flüssigkeiten, wie Aether, Chloral, Eisessig, Alkohol und Chloroform geprüft.

Mit Hilfe der vier genannten Reagentien untersuchte ich gelbbunte, etiolirte und herbstlich vergilbte Blätter, Blüthen, Früchte und zum Vergleich die Wurzel von Daucus Carota. Grüne Blätter und Algen liess ich bei diesem Theil der Untersuchung ausser Betracht, weil das grüne Chlorophyll die Farbe der Reactionen unsichtbar macht. Die Untersuchung geschah auf folgende Weise.

Von den lebenden Pflanzentheilen wurden kleine Stückchen oder Schnitte auf Objectgläser gelegt. Von Blumenblättern, welche meistens

---

1) Marquart, l. c. pag. 67.

2) Molisch, l. c.

sehr dünn sind, nahm ich gewöhnlich kleine Stückchen, von welchen ich mittels einer Nadel mehrere Zellen zerquetschte. Von Früchten, von der Wurzel der Mohrrübe und von dickeren Blättern machte ich ziemlich dicke Durchschnitte. Die Objectgläser mit den Präparaten wurden während ein bis mehrere Stunden in einen Exsiccator über starke Schwefelsäure gestellt, bis die Theile vollständig trocken waren. Dies ist bei den Reactionen mit Schwefelsäure und mit Salzsäure mit Phenol durchaus nothwendig, bei den beiden anderen entschieden vortheilhaft. Das Nichthervortreten der Reactionen ist oft, wie ich im Anfang meiner Untersuchung mehrmals erfuhr, besonders bei der Schwefelsäure bloss der Anwesenheit von Spuren Wassers zuzuschreiben. Sind die Schnitte auch nur im Geringsten feucht, so bleiben die Reactionen ganz aus oder die Farbe ist weniger intens, oft grünlich, ja kann sogar selbst roth sein. Das letzte ist z. B. der Fall bei den Perigonblättern von Strelitzia Reginae. Wird den lebenden oder nicht vollkommen getrockneten Schnitten der Blätter ein Tropfen concentrirter Schwefelsäure zugefügt, so färben sich die rothgelben Plastiden zuerst ganz roth und erst viel später oder oft gar nicht dunkelblau. Wird concentrirte Schwefelsäure den vollständig getrockneten Schnitten zugefügt, so tritt sogleich die dunkelblaue Farbe hervor.

Es ist also deutlich, dass die Schwefelsäure, welche benutzt wird, auch gar nicht verdünnt sein darf. Einmal misslang mir die Reaction bei einer ganzen Reihe von Versuchsobjecten, welche mit den anderen Reagentien die blaue Farbe wohl zeigten, weil die Schwefelsäure in den Flaschen durch die Feuchtigkeit der Luft nach und nach ein wenig verdünnt worden war. Auch für die Reaction mit Salzsäure und Phenol ist es, wie gesagt, nothwendig, die Pflanzentheile zuvor zu trocknen. Auch Molisch schreibt dies vor. Die Reactionen mit concentrirter Salpetersäure und Bromwasser finden bei der Anwesenheit von Wasser zwar statt, aber bei trockenen Schnitten tritt die blaue Farbe schneller und besser hervor, obgleich sie bei diesen zwei Reactionen wieder schnell verschwindet. Die Objectgläser mit den getrockneten Präparaten wurden auf ein Stück weisses Papier gelegt und darauf ein Tropfen des Reagens hinzugefügt. Dies ist zumal zu empfehlen für die Reactionen mit concentrirter Salpetersäure und mit Bromwasser, weil bisweilen die blaue Farbe wieder so schnell verschwindet, dass man nicht Zeit hat, ein Deckglas aufzulegen und das Präparat unter dem Mikroskop zu beobachten. Die Reaction mit Salzsäure und Phenol tritt im Gegentheil oft nicht sogleich ein. Unter dem Mikroskop beobachtet, sieht man in allen Präparaten die Farbe am besten hervortreten an denjenigen Stellen, wo die Plastiden durch Zerquetschen der Zellen frei gelegt sind.

II. Das Auskrystallisiren des Carotins nach der Methode von Molisch.

Ausser diesen chemischen Reactionen wendete ich an zweiter Stelle die von Molisch erfundene Methode an.

Es gelang Molisch, den gelben Begleiter des Chlorophylls, Xanthophyll (Carotin), wie er ihn nennt, im Blatte selbst vom Chorophyll zu trennen und auskrystallisiren zu lassen. Seine Methode besteht im Folgenden: „Die frischen grünen Blätter oder kleine Stücke derselben werden in 40proc. (Volum) Alkohol, welcher 20proc. (Gewicht) Kaliumhydroxyd gelöst enthält, gelegt und darin mehrere Tage, gewöhnlich so lange bei Abschluss vom Licht belassen, bis alles Chlorophyll ausgezogen ist“.

Mittels dieses Verfahrens ist es ihm gelungen, Carotinkrystalle in den Zellen von mehreren grünen Laubblättern zu bekommen. Auch hat er die Keimblätter einiger etiolirter Keimlinge seiner Methode unterworfen und darin dieselben Krystalle vorgefunden. Bei meiner Untersuchung habe ich alle genannten Pflanzentheile, welche gelb bis rothe Plastiden führen, nach dieser Methode untersucht und auch mehrere Algen mit in Betracht gezogen. Die Pflanzentheile wurden vorher lebend in Wasser unter dem Mikroskop untersucht und einige Notizen, Farbe, Gestalt und Grösse der Plastiden betreffend, gemacht.

Hierauf wurden Stückchen in Glascylinder mit eingeschliffenem Deckel in die alkoholische Kalilösung gebracht. Weil ich nur mit kleinen Stückchen arbeitete, genügte immer eine Menge von 20 bis 30 c. M.^{3} der Lösung. Die Deckel wurden mittels Wachs luftdicht verschlossen und die Glascylinder ins Dunkel gestellt. Anfänglich liess ich die Objecte nur einige Tage in der Lösung und fand nach Auswaschen in destillirtem Wasser die Krystalle in den grünen und etiolirten, bisweilen auch in den gelben Blättern. In Blumenblättern, Früchten, herbstlich gelben Blättern und Algen waren nach einigen Tagen die Plastiden meist unverändert, nur in wenigen Präparaten zeigten sich unregelmässige Körper. Krystalle waren aber nicht zu finden. Nachdem ich aber die Objecte längere Zeit in der Lösung liess, bildeten sich Krystalle, welche ganz denen aus den grünen und etiolirten Blättern gleich waren. Die Zeit, welche der Farbstoff zum Krystallisiren brauchte, war für die verschiedenen Objecte sehr verschieden. In grünen Blättern und Blättern von etiolirten Keimlingen bildeten sich oft innerhalb zwei Tagen und rascher schöne grosse Krystalle, während es bei Blüthen und bei den Algen mehrere Wochen dauerte, ehe der Farbstoff auskrystallisirt war. Die Ursache dieses grossen Unterschiedes ist mir unbekannt. Bei einigen Objecten erfuhr ich, dass der Farbstoff erst im Wasser vollständig auskrystallisirte und die Krystalle besser sichtbar waren, nachdem die Pflanzentheile einige Tage in destillirtem Wasser im Dunkeln verweilt hatten. Bei einigen Blüthen, welche aus der Lösung kommend sogleich keine Krystalle zeigten, waren dieselben nach dem Verweilen in Wasser in grosser Menge sichtbar.

Nachdem die Objecte lange genug in der Lösung verweilt hatten, wurden sie einige Stunden in destillirtem Wasser ausgewaschen. Ein Theil der Gewebestücke wurde auf Objectgläsern in den Exsiccator über starke Schwefelsäure gestellt und ein Theil in Glycerin oder Wasser sogleich unter dem Mikroskop beobachtet. Wenn ich die ausgewaschenen Theile nicht sogleich untersuchte, wurden sie in Wasser im Dunkeln aufbewahrt. Den vollständig getrockneten Präparaten wurden die vier früher erwähnten Reagentien, nämlich: concentrirte Schwefelsäure, concentrirte Salzsäure mit Phenol, concentrirte Salpetersäure und Bromwasser zugefügt. Auch habe ich dann und wann die Löslichkeit der Krystalle in mehreren von Molisch genannten Flüssigkeiten, wie Aether, Chloral, Eisessig, Alkohol und Chloroform geprüft. In vielen Fällen constatirte ich Pleochroismus, welches von Molisch als ein Merkmal seiner Xanthophyllkrystalle beschrieben wird.

III. Das Auskrystallisiren des Carotins nach Einwirkung verdünnter Säuren.

Schon Tschirch[1]) erwähnt in seiner Arbeit über das Chlorophyll, dass Frank in grünen Blättern, welche mit einer verdünnten Säure behandelt wurden, unter gewissen Bedingungen rothe Krystalle beobachtete und er selbst beschreibt und bildet Präparate aus verdünnter Salzsäure und Weinsäure ab, in welchen sich rothe Krystalle gebildet haben. Molisch[1]) wiederholte den Versuch von Frank mit Elodea-Blättern und erhielt gleichfalls die Krystalle, welche

---

1) Tschirch, l. c., pag. 490.

2) Molisch, l. c., pag. 27.

nach ihm, die mehr rothe Farbe ausgenommen, in ihren Eigenschaften mit denen aus der alkoholischen Kalilösung übereinstimmen. Ich habe diese Methode etwas näher untersucht und werde meine Resultate in Kurzem mittheilen. Zuvor aber ist es nothwendig, die Aufmerksamkeit auf die Wirkung der Säure auf den grünen Bestandtheil des Chlorophylls, das eigentliche Chlorophyll, zu lenken.

Durch verdünnte Säuren entsteht, wie von Hoppe-Seyler[1]) zuerst näher untersucht wurde, ein Körper, welchen er Chlorophyllan nannte. Dieser Körper ist später von vielen Forschern beschrieben; aber über seine Eigenschaften und die beste Darstellungsmethode stimmen die Meinungen nicht überein, so dass Marchlewski[2]) in seiner Monographie über das Chlorophyll vom Chlorophyllan betont, „dass die Frage nach der Einheitlichkeit resp. Nichteinheitlichkeit dieses Körpers nicht mit gewünschter Schärfe entschieden ist.“

Noch deutlicher tritt die Unvollkommenheit unserer Kenntnisse über Chlorophyllan hervor aus den entgegengesetzten Annahmen über seine Beziehungen zum Chlorophyll. Indem Tschirch[3]) behauptet, dass Chlorophyllan durch einen Oxydationsvorgang aus Chlorophyll entstehe, fasst Timiriazeff[4]) diesen Vorgang gerade als einen Reductionsprocess auf. Nach Tschirch[5]) ist das Chlorophyllan mit Pringsheim's Hypochlorin identisch; aber Pringsheim[6]) selbst ist der Meinung, dass das Hypochlorin farblos ist und die Farbe von einem gelben Bestandtheil des Chlorophylls verursacht wird und auch Kohl[7]) bemerkt, dass dem Chlorophyllan immer Spuren von Carotin anhängen und dass bis jetzt vielleicht alle Forscher unreines Chlorophyllan untersuchten. Aus diesen Mittheilungen und aus der Thatsache, dass auch Carotin von verdünnten Säuren krystallinisch ausgeschieden wird, geht einerseits hervor, dass man bei der Darstellung des Chlorophyllans auf die Anwesenheit des Carotins zu wenig Acht gegeben hat. Aber andererseits ist es vielleicht möglich und wahrscheinlich, dass in grünen Pflanzentheilen die Carotinkrystalle, welche

---

1) **Hoppe-Seyler**, Ueber das Chlorophyll der Pflanzen. Zeitschrift f. physiol. Chemie. Bd. 3. 1879.

2) **Marchlewski**, l. c.

3) **Tschirch**. l. c. pag. 411.

4) **Timiriazeff**, Bot. Zeit. 1869. pag. 885.

5) **Tschirch**, l. c. pag. 439.

6) **Pringsheim**, Ueber das Hypochlorin und die Bedingungen seiner Entstehung in der Pflanze. Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin. Nov. 1879.

7) **Kohl**, Untersuchungen über das Chlorophyll und seine Derivate. Bot. Centralbl. Bd. 73. 1898.

durch die Einwirkung verdünnter Säuren entstehen, von Chlorophyllan verunreinigt sein können. Wie dem aber auch sei, die Resultate der Behandlung mit verdünnten Säuren für den Carotinnachweis werden dadurch keineswegs beeinträchtigt. Wenn auch zugegeben werden muss, dass die erhaltenen Krystalle möglicherweise etwas Chlorophyllan enthalten, so ist es doch ganz gewiss, wie aus der nachherigen Prüfung mit verschiedenen Reagentien hervorgeht, dass sie der Hauptsache nach aus Carotin bestehen. Ich werde also bei meiner Beschreibung ferner das Chlorophyllan ausser Betracht lassen.

Die von mir bei meiner Untersuchung benutzten verdünnten Säuren sind die nachfolgenden:

1. Salzsäure in 1—10 proc. Lösung.
2. Oxalsäure in 1—10 proc. Lösung.
3. Weinsäure in 1—10 proc. Lösung.
4. Chromsäure in 1 proc. Lösung.
5. Pikrinsäure in 50 proc. Alkohol gelöst. Diese Lösung gab allerdings weniger gute Resultate.
6. Essigsäure in 2 proc. Lösung. Diese gab schlechte Resultate, was aber zu erklären ist aus der Löslichkeit der Krystalle in Eisessig, infolge dessen sie nach längerem Verweilen in der Flüssigkeit wieder von derselben gelöst werden.
7. Fluorwasserstoffsäure.

Die Fluorwasserstoffsäure ist, so viel ich weiss, noch nicht in die mikroskopische Technik eingeführt, hat sich mir aber als ein sehr gutes Fixirungsmittel gezeigt. Der Vortheil über andere Fixirungsmittel ist, dass sie sehr schnell ins Innere von grossen Gewebestücken eindringt. Die Fixirung der protoplasmatischen Gebilde und Kerne ist tadellos. Demgegenüber steht die unangenehme Eigenschaft der Säure, Glas anzugreifen, welche es nothwendig macht, mit Kautschukflaschen zu arbeiten, oder, wie ich immer that, mit Glasflaschen, welche an der inneren Seite von einer Schicht Paraffin bedeckt sind. Die meist geeignete Stärke der Säure ist sehr verschieden für verschiedene Objecte. Für nicht zu grosse Pflanzentheile ist eine Lösung, die 1—2 Procent der käuflichen (40 proc.) Fluorwasserstoffsäure enthält, zu empfehlen. Die Objecte verweilen darin ein bis höchstens zwei Tage, worauf sie sehr gut ausgewaschen werden müssen.

Mit diesen sieben Säuren habe ich ziemlich viele Versuche gemacht, bei denen das Carotin auskrystallisirte, ungefähr auf dieselbe Weise, wie bei Pflanzentheilen, welche nach der Methode von Molisch behandelt sind.

Die am meisten geeignete Verdünnung der Säuren ist für verschiedene Objecte nicht dieselbe, aber gewöhnlich bilden sich die Krystalle, sei es in geringerer Menge, auch in denjenigen Lösungen, welche für den betreffenden Pflanzentheil entweder ein wenig zu stark oder zu verdünnt sind. Die Pflanzentheile müssen ein bis mehrere Tage in der Lösung verweilen, bisweilen genügen schon einige Stunden. Hierauf werden die Objecte einige Stunden mit Wasser ausgewaschen; nur die aus der Pikrinsäure mit 70proc. Alkohol. In einigen Fällen bilden sich die Krystalle schon in der Säure, in anderen erst, nachdem die Gewebe einige Zeit im Wasser verweilt haben. Ich fand im Allgemeinen die schönsten Krystalle in den Präparaten, welche ich einige Stunden nach dem Auswaschen untersuchte. Oft beobachtete ich, dass während der Untersuchung ihre Menge in kurzer Zeit, selbst innerhalb einer halben Stunde zugenommen hatte. In sehr gut ausgewaschenen Objecten bleiben sie auch nach wochenlangem Verweilen im Wasser und im Dunkeln unverändert. In einem Glycerin-Gelatine-Präparat von Hydrodictyon utriculatum aus Pikrinsäure und in einem Glycerin-Präparat derselben Pflanze aus Pikrinsäure-nigrosin, welche beide aus dem Jahre 1888 stammten, also mehr als elf Jahre alt waren, fand ich die rothbraunen Kryställchen und Körperchen ganz wie in Präparaten von einigen Tagen her.

Ist nicht alle Säure ausgewaschen oder bleiben die Pflanzentheile in der Lösung selbst, so verändern die Krystalle ihre Farbe und Gestalt und schliesslich bleiben nur unregelmässige, bräunliche Körper über.

Die Krystalle bilden sich an und zwischen den Plastiden, oft sogar in denselben. Dies ist zumal der Fall, wenn die Säure sehr verdünnt ist. Die Plastiden führen dann ein oder bisweilen zwei runde oder etwas eckige Körperchen, welche keine Krystallform aufweisen, aber in ihren anderen Eigenschaften den Krystallgebilden zwischen den Plastiden ganz ähnlich sind.

Die Farbe der Krystalle variirt zwischen bräunlichroth, hellroth und gelbroth. In vielen Fällen konnte ich Pleochroismus beobachten wie bei den Krystallen aus der Kalilösung. Auch verschwindet wie bei diesen die Farbe der Krystalle nach einiger Zeit im Lichte.

Die chemischen Eigenschaften der Krystalle stimmen, wie auch Molisch beschreibt, ganz mit denen des Carotins überein. Nach dem Trocknen der Präparate färben sich die Körperchen mit den erwähnten Reagentien blau. Die Reactionen gehen nicht so leicht vor sich wie bei den Präparaten aus der Kalilösung, weil hier die Gewebe nicht ganz entfärbt, sondern etwas grünlich sind. Beim Hinzufügen der Reagentien färbt sich sogleich das ganze Object blaugrün, und es ist schwerer, in solchen Präparaten die dunkelblauen Körperchen zu finden, wie in einem farblosen Gewebe. Besonders bei den schnell vorübergehenden Reactionen mit Salpetersäure und Bromwasser ist dies beschwerlich; aber mit einiger Sorgfalt gelingt die Reaction auch hier.

Die Krystalle lösen sich in Choralhydrat, Aether, Eisessig und bei erhöhter Temperatur oder nach längerer Zeit auch in Alkohol. Von einigen Präparaten aus Pikrinsäure zeigten die, welche nach dem Auswaschen mit 70 proc. Alkohol in Alkohol von 96 Procent aufbewahrt wurden, nach einigen Wochen gar keine Krystalle mehr, indem sie in eben solchen Präparaten, welche in Wasser bewahrt wurden, in grosser Menge zu finden waren.

Die Krystalle der getrockneten Präparate färbten sich durch concentrirte Schwefelsäure, concentrirte Salpetersäure, concentrirte Salzsäure mit Phenol und Bromwasser alle blau.

Ich habe auch gelbbunte, herbstlich gelbe und etiolirte Blätter in verdünnte Säurelösungen gebracht, aber stets mit negativen Resultaten. Nach kürzerem oder längerem Verweilen in der Lösung fand ich immer die gelben Plastiden und in herbstlich gelben Blättern die braungelben Massen von zusammengeballten Plastiden unverändert zurück. Die Ursache, warum in diesen Blättern der Farbstoff auf diese Weise nicht auskrystallisirt, ist mir unbekannt; aber jedenfalls ist auch hier der Farbstoff nicht von der Säure verändert und zeigt nach dem Verweilen in der Lösung noch dieselben Reactionen wie zuvor. Es ist also diese dritte Methode nicht so allgemein anwendbar wie die beiden vorigen, aber sie gibt dennoch in den meisten Fällen sehr gute Resultate.

Die Bildung der Carotinkrystalle in verdünnten Säuren ist ein Uebelstand, welchen der Gebrauch solcher Säuren, wie Pikrinsäure, Chromsäure u. s. w. als Fixirungsmittel mit sich führt. Die Krystalle und Körperchen können, wenn man ihren Ursprung nicht kennt, zu Irrthümern Veranlassung geben. So kann es zumal vorkommen bei der Fixirung mehrkerniger Algen mit verdünnten Säuren, dass die Carotinniederschläge mit Kernen verwechselt werden. Rauwenhoff[1]) hat in seiner Abhandlung über Sphaeroplea annulina Ag. das

---

[1]) Rauwenhoff, Onderzoekingen over Sphaeroplea annulina Ag. Uitgegeven door de koninklyke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, 1887.

Vorkommen vieler Kerne in einer Zelle vollkommen richtig beschrieben und abgebildet, aber doch meine ich, dass in der Fig. 12 seiner Abhandlung wenigstens ein Theil der abgebildeten kernähnlichen Körper als Carotinniederschläge gedeutet werden muss. Er selbst hat schon einigen Zweifel gehegt, denn er theilt mit, dass in älteren Zellen der Alge so viele Kerne und von so verschiedener Grösse anwesend waren, dass er meinte, Oeltropfen oder Gerbstoffbläschen vor sich zu haben. Auch findet er die Kerne hauptsächlich in der Nähe der Chromatophoren.

In jedem grünen Pflanzentheil, welcher ganz wie die Sphaeroplea annulina behandelt ist, kann man kleinere und grössere Körperchen beobachten, welche man für Kerne halten könnte. Mir stand keine Sphaeroplea annulina zur Verfügung, aber ich habe andere Objecte, welche mit Fluorwasserstoffsäure, Salzsäure oder Weinsäure behandelt waren, so wie es Rauwenhoff that, mit Haematoxylin gefärbt und beobachtet, dass die in der Säure gebildeten Kryställchen und Körperchen sich dunkler färben wie das übrige Gewebe. Auch gibt zum Beispiel eine Cladophora oder eine Vaucheria nach Behandlung mit verdünnter Säure ein Bild, welches der Fig. 12 von Rauwenhoff auffallend ähnlich ist.

Das Verhalten des Carotins von Daucus Carota bei Behandlung nach den drei beschriebenen Methoden.

Weil es meine Absicht war, die Frage zu beantworten, inwiefern das bei Daucus Carota aufgefundene Carotin ein allgemein in Plastiden vorkommender Farbstoff ist, so schien es mir nothwendig, vorher das Verhalten dieses Körpers zu prüfen bei Behandlung nach den drei beschriebenen Methoden, obgleich von verschiedenen Forschern Versuche in solcher Richtung schon gemacht worden sind. Durch die hauptsächlich chemischen Arbeiten von Husemann¹), Arnaud²) und Reinitzer³) ist das Carotin der bestbekannte der Plastidenfarbstoffe geworden. Arnaud fand für seine chemische Zusammensetzung die Formel $C_{26}H_{38}$. Die Meinung, dass das Carotin ein Kohlenwasserstoff ist, ist fast allgemein und auch Pfeffer⁴) nimmt diese in seiner Pflanzenphysiologie an.

Ich wiederholte also die Reactionen mit Schwefelsäure, Salpeter-

---

1) Husemann, Ueber Carotin und Hydrocarotin. Göttingen 1860.

2) Arnaud, l. c.

3) Reinitzer, Ueber Hydrocarotin und Carotin. Sitzungsber. der k. Akad. Wien 1886, Bd. 94.

4) Pfeffer, l. c., pag. 298.

säure, Salzsäure mit Phenol, und mit Bromwasser, unter genau denselben Verhältnissen wie nachher bei den übrigen Pflanzentheilen. Die getrockneten Stückchen der Wurzel färbten sich mit den vier Reagentien blau. Zweitens wurden Stückchen der Wurzel in die alkoholische Kalilösung gelegt. Nachdem sie einige Zeit darin verweilt hatten, habe ich sie in Glycerin untersucht und das Verhalten der Krystalle den verschiedenen Reagentien gegenüber geprüft. Im Glycerinpräparat waren die Zellen nicht sehr deutlich mehr zu unterscheiden. Die zahlreichen Krystalle lagen im Gewebe zerstreut (Fig. 1). Sie waren denen aus den lebenden Zellen ähnlich, nur waren sie im Allgemeinen grösser. Die Krystalle in den getrockneten Schnitten färbten sich mit concentrirter Schwefelsäure, concentrirter Salpetersäure, Salzsäure mit Phenol und Bromwasser schön blau.

Drittens legte ich Stückchen der Wurzel in die verdünnte Fluorwasserstoffsäure und liess sie darin ein bis mehrere Tage. Nach dieser Zeit wurden die Präparate ausgewaschen und in Glycerin und den verschiedenen Reagentien untersucht. Die Krystalle zeigten sich unverändert und wurden wie diejenigen aus dem lebenden Gewebe von den Reagentien blau gefärbt.

Auf diese Weise habe ich die Eigenschaften des Carotins aus der Wurzel des Daucus Carota näher studirt, damit ich bei übereinstimmenden Eigenschaften der gelben Farbstoffe aus anderen Pflanzentheilen zu der völligen Identität dieser Farbstoffe mit dem Carotin schliessen konnte.

Untersuchung.

Abtheilung I.

Die Untersuchung mit Schwefelsäure, Salpetersäure, Salzsäure mit Phenol und Bromwasser.

1. Grüne Blätter.

Durch die Anwesenheit des Chlorophylls sind die Reactionen auf das Carotin nicht rein zu beobachten. Das ganze Gewebe färbt sich in kurzer Zeit blaugrün. Diese Methode ist also für grüne Pflanzentheile weniger brauchbar.

2. Gelbbunte Blätter.

Die Untersuchung dieser Blätter erheischt eine besondere Sorgfalt, weil es oft schwer ist, wirklich gelbe Blätter oder Blatttheile von sehr wenig grün gefärbten zu unterscheiden. Deshalb untersuchte ich, bevor die Reagentien angewendet wurden, einen Theil des Blattes in Wasser unter dem Mikroskop. Bei vielen scheinbar gelben Blättern oder Blattstücken ergab sich, dass die Farbe von sehr wenigen grünen Plastiden herrührt, welche sich hier und dort im Mesophyll, aber vornehmlich in den Schliesszellen der Stomata befinden. Bei anderen, fast rein weissen Blättern sind gar keine Plastiden zu beobachten, indem einige mehr goldgelbe Blätter gelbe Plastiden führen. Ich werde also drei Arten von makroskopisch gelben Blättern unterscheiden: diejenigen, welche bei mikroskopischer Untersuchung keine Plastiden aufweisen, diejenigen mit einer geringen Anzahl grüner Plastiden und die Blätter mit gelben Plastiden.

Keine Plastiden oder nur einige grüne in den Schliesszellen der Stomata fand ich bei Funkia albomarginata Hook. (F. lancifolia Spreng.) im gelbweissen Rand des Blattes, bei Aspidistra elatior Blume., Reineckia carnea Kunth. fol. var. und bei Ophiopogon Jaburan Lodd. fol. var. Bei diesen beiden letzten fehlten die Plastiden nur in Streifen, der übrige Theil des Blattes war grün.

Für die mikroskopische Untersuchung machte ich einige Flächenschnitte des Blattstückes. Die Untersuchung war nicht sehr genau, aber jedenfalls war die Grösse und Zahl der Plastiden und die Menge des Farbstoffes, welche sie führen, so gering, dass der Farbstoff durch die angewendeten Reagentien nicht aufzuweisen war. Nach dem Trocknen über concentrirter Schwefelsäure zeigten die Schnitte oder Blattstücke mit den Reagentien keine blaue Farbe. Das ganze Gewebe wurde gelb.

Blätter mit wenig aber grünen Plastiden sind, obgleich sie eine gelbe Farbe haben, nicht gelb zu nennen. Sie sind eigentlich sehr hellgrün gefärbt und es ist deutlich, dass dieselben sich ganz wie grüne Blätter verhalten werden. Getrocknete Stückchen dieser Blätter zeigen, durch die Reagentien befeuchtet, an den Stellen, wo sich die Plastiden befinden, die gemischte blaugrüne Farbe, welche grüne Laubblätter in jenem Falle kennzeichnet. Die meisten gelben oder gelbgefleckten Blätter gehören zu dieser Art, wie z. B. bisweilen Theile der Blätter von Aspidistra elatior Blume., Funkia aureavariegata, Fritillaria imperialis L. und Hedera Helix L. Einen Uebergang zu den Blättern mit rein gelben Plastiden fand ich in den Blättern von Gynerium argenteum Nees. fol. var. und von Alocasia macrorhiza Schott. Beide Blätter führen gelblich grüne Plastiden, welche getrocknet durch concentrirte Schwefelsäure blaugrün gefärbt werden.

Rein gelbe Plastiden beobachtete ich in Blatttheilen von:

Aucuba japonica Thunb.
Elaeagnus latifolia L.
Evonymus japonicus L. var. sulphurea
Sambucus nigra L. var. aurea.

In den gelben Blättern der kurzen Stammzweige eines Aesculus Hippocastanum L. fand ich sehr hellgelbe Plastiden.

Stückchen aller dieser gelben Blatttheile zeigten nach dem Trocknen die erwähnten Reactionen. Die blaue Farbe von Bromwasser und von concentrirter Salpetersäure hervorgerufen, ist nur bei grosser Sorgfalt zu beobachten, weil sie, wie gesagt, so bald verschwindet und durch die geringe Menge des Farbstoffes der Plastiden nicht makroskopisch zu sehen ist.

3. Herbstlich gelbe Blätter.

Die meisten Blätter, welche untersucht wurden, waren schon heruntergefallen. Bei der mikroskopischen Untersuchung im Wasser zeigten fast alle Zellen unregelmässige braungelbe Massen von zusammengeballten Plastiden.

Auf die Blätter folgender Pflanzen wurden die Reagentien angewendet:

Polygonum cuspidatum Sieb. et Zucc.
Aesculus Hippocastanum L.
Mespilus germanica L. (Pyrus germanica Hook f.)
Celastrus scandens L.
Dioscorea Batatas Decne. (D. divaricata Blanco.)
Acer Pseudo-Platanus L.
Cerasus Avium Moench. (Prunus avium L.)
Quercus Robur L.
Ulmus campestris L.

Die Menge des Farbstoffes war ziemlich gering und dies war die Ursache, dass die schnell vorübergehende blaue Farbe der Reactionen mit Bromwasser und concentrirter Salpetersäure schwer zu beobachten war. Die herbstlich gelben Blätter von Vitis Labrusca L. zeigten keine Spur von Plastiden, bloss wenige unregelmässige gelbe Massen. Mit keinem der Reagentien trat hier die blaue Farbe hervor. In diesen Blättern war der Farbstoffgehalt so gering, dass er auf diese Weise nicht nachzuweisen war. Aber in allen sonstigen Fällen traten die Reactionen deutlich hervor.

4. Etiolirte Blätter.

Einige Samen von verschiedenen Pflanzen wurden in Gartenerde gesät und die Töpfe ins Dunkel in ein Glashaus gestellt, bis die Keimlinge gross genug waren. Den Exsiccator, in welchem die Stückchen der Blätter oder Cotyledonen getrocknet wurden, stellte ich ebenfalls ins Dunkel. Die Pflanzen, deren etiolirte Keimlinge untersucht wurden, waren:

Hordeum vulgare L.
Sinapis alba L. (Brassica alba Boiss.)
Triticum vulgare L.
Vicia Faba L.
Pisum sativum L.
Lepidium sativum L.
Cannabis sativa L.

Nach Anwendung der genannten Reagentien war auch bei diesen etiolirten Blättern die blaue Farbe zu beobachten.

5. Blüthen.

Die Blüthen folgender Pflanzen wurden von mir untersucht:

Strelitzia Reginae Ait.
Impatiens Noli-tangere L.
Eranthis hyemalis Salisb.
Siphocampylus bicolor G. Dow (Lobelia laxiflora H. B. et K.)
Manettia bicolor Paxt. (M. luteo-rubra)
Abutilon Darwini Hook. f.
Abutilon megapotamicum St. Hil. et Naud.
Primula officinalis Jacq.
Senecio Ghiesbreghtii Hort. (S. grandifolius Less.)
Fritillaria imperialis L.
Tulipa sylvestris L.
Doronicum Columnae Tenore.
Forsythia viridissima Lindl.
Forsythia Fortune Lindl. (F. suspensa Vahl.)
Viola lutea Vell.
Adonis vernalis L.
Taraxacum officinale Wigg.
Waldsteinia geoides Willd.
Nonnea lutea DC. (Alkanna lutea A. DC.)
Uvularia grandiflora Sm.
Epimedium macranthum Morr. et Decne.

Caltha palustris L.
Genista racemosa (Cytisus racemosus Hort.)
Ranunculus repens L.
Lycaste aromatica Lindl.
Kerria japonica DC.
Tropaeolum majus L.
Tillandsia splendens Brogn.
Oenothera biennis L.
Cucurbita foetidissima H. B. et K.
Kniphofia aloides Moench.
Tagetes patula L.
Calendula officinalis L.
Physalis Franchetti. Kelch nach dem Aufblühen.
Helianthus annuus L.
Tropaeolum aduncum Sm. (Tr. peregrinum L.)
Helenium autumnale L.
Rudbeckia Newmani Loud.

Die Blumenblätter obenstehender Pflanzen zeigten alle nach Anwendung der genannten Reagentien die blaue Farbe.

Bei der Untersuchung dieser Blüthen fand ich, dass die Verschiedenheit der Farbe der gelben bis rothen Blumenblätter meistens nur durch einen verschiedenen Gehalt an Farbstoff bedingt wird, bisweilen auch durch sogleich vorhandenen gefärbten Zellsaft.

6. Früchte.

Von den Früchten, welche ihre Farbe ganz oder theilweise gelben oder rothen Plastiden verdanken, wurden folgende untersucht:

Rosa spec.
Aglaonema commutatum Schott. (Scindapsus Cuscuaria Presl.)
Sorbus Aucuparia L. (Pyrus Aucuparia Ehrh.)
Sorbus Aria Crantz. (Pyrus Aria Ehrh.)
Solanum Dulcamara L.
Tomate spec.
Physalis Alkekengi L.
Physalis Franchetti.
Citrus Aurantium L.

Bei einigen dieser Früchte führt die Epidermis rothen Zellsaft und finden sich die gelben oder rothen Plastiden nur im übrigen Gewebe vor, bei anderen liegen die Plastiden auch in den Zellen der

Epidermis. In beiden Fällen sah ich nach Anwendung der Reagentien stets die Plastiden sich blau färben.

7. Samen.

Von Courchet[1]) wurde von mehreren Pflanzen, wie Passiflora coerulea, Evonymus europaeus und japonicus, Hedychium Gardnerianum der Arillus mittels verschiedener Reagentien untersucht und darin ein carotinartiger Farbstoff gefunden, welcher in seinem Verhalten concentrirter Schwefelsäure gegenüber, die früher genannten kleinen Verschiedenheiten zeigte. Später wies Schrötter[2]) im Arillus von Afzelia Cuanzensis einen Farbstoff nach, welcher die Eigenschaften von Carotin besass; aber, wie noch niemals beobachtet wurde, in Oel gelöst in diesem Gewebe vorkam.

Ich untersuchte den Arillus von Evonymus latifolius Mill. und fand, dass die Plastiden dieses Gewebes sich, nachdem die Präparate getrocknet waren, mit den vier genannten Reagentien blau färbten.

Abtheilung II.

Die Untersuchung mit alkoholischer Kalilauge (Methode von **Molisch**).

Wie in der Methode beschrieben wurde, wurden die Pflanzentheile, nachdem sie längere oder kürzere Zeit in der alkoholischen Kalilösung verweilt hatten, in Wasser oder Glycerin und in den vier Reagentien der ersten Abtheilung untersucht.

1. Grüne Blätter.

Zur Vollständigkeit der Untersuchung unterwarf ich einige grüne Blätter der Kalimethode, nämlich die Blätter von:

Primula acaulis Will. (P. vulgaris Huds.)
Viola tricolor L.
Ficaria ranunculoides Moench. (Ranunculus Ficaria L.)
Limnanthes Douglasii R. Br.
Galanthus nivalis L.
Ranunculus repens L.
Elodea canadensis Michx.
Prothallien von einigen Farnspec.
Selaginella spec. (Fig. 2)
Funaria hygrometrica Hedw.

---

1) **Courchet**, l. c.

2) **Schrötter**, l. c.

Ich fand in den Blättern aller dieser Pflanzen die Krystalle mit allen Eigenschaften, wie Molisch sie beschreibt.

2. Gelbe und gelbgefleckte Blätter.

Wie ich in der ersten Abtheilung erwähnte, kann man drei Arten von äusserlich gelben Blättern unterscheiden, welche aber nicht scharf von einander zu trennen sind.

In denjenigen Blatttheilen, welche bei der mikroskopischen Untersuchung keine oder nur sehr wenige kleine, farblose Plastiden zeigen, konnte ich selbst, nachdem sie mehrere Wochen in der alkoholischen Kalilösung verweilt hatten, keine Krystalle finden. Auch mittels der äusserst empfindlichen Reaction mit concentrirter Schwefelsäure konnte kein Farbstoff nachgewiesen werden. Nur in einem Präparat von Blattstücken von Aspidistra elatior waren nach Behandlung mit der Schwefelsäure in den Schliesszellen der Stomata einige blaue Körperchen sichtbar. Andere Präparate desselben Blattstückes zeigten sie aber nicht. Ohne Farbstoff erwiesen sich auf diese Weise Blatttheile von Aspidistra elatior Blume., Funkia albomarginata Hook., Reineckia carnea Kunth. fol. var., Ophiopogon Jaburan Lodd. fol. var. Theile derselben Blätter gaben, wie ich in der ersten Abtheilung erwähnte, mit keiner der Reagentien die blaue Farbe.

Die gelben Blätter mit wenig grünen Plastiden müssen sich wie hellgrüne Blätter verhalten und nach Behandlung mit der alkoholischen Kalilösung Krystalle zeigen. Von diesen untersuchte ich die Blätter oder Blattstücke von Aspidistra elatior Blume., Funkia aurea variegata und Fritillaria imperialis L.

Die Menge der Krystalle ist sehr verschieden, wenig in fast weissen Blatttheilen; ebenso viele, wie in einem grünen Laubblatte in denjenigen Blättern, welche bei genauer Beobachtung nicht reingelb, sondern grünlichgelb sind. Auch in gelben Blattstücken von Gynerium argenteum Nees. fol. var., welche grüngelbe Plastiden besitzen, fand ich nach dem Verweilen in der alkoholischen Kalilösung Krystalle, welche ganz denjenigen aus grünen Blättern ähnlich sind.

Von den Blättern mit rein gelben Plastiden brachte ich Stückchen in die alkoholische Kalilösung, welche darin längere Zeit verweilten, wie aus der Tabelle hervorgeht.

Datum, an welchem die Blätter in die alkoholische Kalilösung gebracht wurden	Namen der Pflanzen	Beschreibung der Farbe und Gestalt der Plastiden bei der Untersuchung der lebenden Gewebe in Wasser	Datum der Untersuchung und Beschreibung der Plastiden und Krystalle nach dem Verweilen in der alkoholischen Kalilösung
22. April.	Aucuba japonica Thunb.	Hellgelbe, runde Plastiden.	1. Juni. Braungelbe Krystallnadeln und Büschel (Fig. 3).
22. April.	Elaeagnus latifolia L.	Hellgelbe, runde Plastiden.	23. Mai. Braungelbe, unregelmässige Körper und feine, spitze, etwas gekrümmte Krystallnadeln.
30. Mai.	Evonymus japonicus L. var. sulphurea	Hellgelbe, runde Plastiden.	22. Sept. Braungelbe Krystalle von verschiedener Grösse und Gestalt.
30. Mai.	Sambucus nigra L. var. aurea.	Hellgelbe, runde Plastiden.	21. Sept. Gelbe Massen wie von zusammengeballten Plastiden und gelbbraune kleine Kryställchen.

Die Krystalle färbten sich mit den Reagentien blau und waren völlig denen aus den anderen Gewebetheilen gleich.

3. Herbstlich gelbe Blätter.

Von denselben vergilbten Blättern, welche ich in der ersten Abtheilung untersuchte, brachte ich Theile in die alkoholische Kalilösung. Die Tabelle gibt eine Uebersicht dieses Versuchs.

Datum, an welchem die Blätter in die alkoholische Kalilösung gebracht wurden	Namen der Pflanzen	Beschreibung der Farbe und Gestalt der Plastiden bei der Untersuchung der lebenden Gewebe in Wasser	Datum der Untersuchung und Beschreibung der Plastiden und Krystalle nach dem Verweilen in der alkoholischen Kalilösung
5. Nov.	Polygonum cuspidatum Sieb. et Zucc.	Bräunlichgelbe Plastiden, zu Klumpen geballt.	27. Dec. Braungelbe Krystalle. Vielleicht noch nicht aller Farbstoff auskrystallisirt.
5. Nov.	Aesculus Hippocastanum L.	Braungelbe unregelmässige Massen von Plastiden.	27. Dec. Braungelbe, kleine Krystalle, in einigen Zellen noch Plastidenmassen sichtbar (Fig. 4).

Datum, an welchem die Blätter in die alkoholische Kalilösung gebracht wurden	Namen der Pflanzen	Beschreibung der Farbe und Gestalt der Plastiden bei der Untersuchung der lebenden Gewebe in Wasser	Datum der Untersuchung und Beschreibung der Plastiden und Krystalle nach dem Verweilen in der alkoholischen Kalilösung
5. Nov.	Mespilus germanica L. (Pyrus germanica Hook. f.)	Braungelbe, unregelmässige Massen von Plastiden.	27. Dec. Braungelbe, grosse Krystalle, spitz und stabförmig (Fig. 5).
5. Nov.	Celastrus scandens L.	Braungelbe, unregelmässige Massen von Plastiden.	22. Dec. An einigen Stellen fängt der Farbstoff an zu krystallisiren. Noch keine grossen Krystalle.
5. Nov.	Dioscorea Batatas Decne. (D. divaricata Blanco.)	Braungelbe Plastiden, einzeln und in Massen.	22. Dec. Der Farbstoff fängt an zu krystallisiren. Einzelne schöne grosse Krystalle gebildet, in Büscheln im Protoplasma liegend.
5. Nov.	Acer Pseudo-Platanus L.	Gelbe Plastiden, einzeln und zusammengeballt.	27. Dec. Braungelbe, stabförmige Krystalle. Der Farbstoff ist noch nicht vollständig auskrystallisirt (Fig. 6).
5. Nov.	Cerasus Avium Moench. (Prunus avium L.)	Gelbe Plastiden, einzeln und in Massen.	22. Dec. Die Plastiden noch sichtbar und etwas gelb. In der Nähe der Plastidenmassen oder mit denselben verbunden liegen spitze, braungelbe Krystalle.
5. Nov.	Ulmus campestris L.	Braungelbe, unregelmässige Plastidenmassen.	27. Dec. Braungelbe, grosse Krystalle. Wahrscheinlich noch nicht aller Farbstoff auskrystallisirt.
5. Nov.	Quercus Robur L.	Unregelmässige Massen von braungelber Substanz, keine Plastiden zu beobachten.	22. Dec In einigen Blatttheilen haben sich so wenig Krystalle gebildet, dass sie sich nur mittels der Reagentien aufweisen lassen. In anderen Theilen ist die Menge der Krystalle grösser.

Aus dieser Tabelle geht hervor, dass bei keinem Objecte die Zeit vom 5. November bis Ende December zum vollständigen Auskrystallisiren des Farbstoffes genügte. Viele Präparate zeigten den Farbstoff noch theilweise an noch anwesender protoplasmatischer Substanz gebunden. Bei Vitis Labrusca L. war, wie ich in der ersten Abtheilung erwähnte, der Farbstoffgehalt so gering, dass ich mit den Reagentien nicht im Stande war, ihn im frisch getrockneten Blatte nachzuweisen. Nach Behandlung mit der alkoholischen Kalilösung konnte ich keine Krystalle finden. Aber in diesen Präparaten zeigte der Farbstoff mit Hilfe der concentrirten Schwefelsäure und der concentrirten Salpetersäure dennoch seine Anwesenheit durch die blaue Farbe, welche unter dem Mikroskop leichter zu beobachten ist als die braungelbe Farbe der Krystalle im Glycerin- oder Wasserpräparat.

4. Etiolirte Blätter.

Ich brachte auch Blattstücke von einigen etiolirten Keimlingen in die alkoholische Kalilösung, nämlich von Hordeum vulgare L. (Fig. 7), Cannabis sativa L., Pisum sativum L., Lepidium sativum L. und Helianthus annuus L. (Fig. 8). Von den Cotyledonen dieser letzten Pflanze sagt Molisch[1], dass es ihm nicht möglich war, darin die Krystalle aufzufinden. Ich vermuthe, dass die Ursache in dem Umstand zu suchen ist, dass er die Stückchen zu kurze Zeit in der Lösung liess. Ich fand, nachdem die Cotyledonen vom 13. Juni bis zum 21. September in der Lösung verweilt hatten, darin grosse Krystalle, aber zugleich auch braune Massen, welche sehr wahrscheinlich die kleinen Krystalle, die sich innerhalb wenigen Tagen bilden, unsichtbar machen. Die erhaltenen Krystalle von Helianthus annuus färbten sich wie diejenigen aus den anderen etiolirten Keimlingen blau nach Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure, concentrirter Salpetersäure, Salzsäure mit Phenol und Bromwasser.

5. Blüthen.

Die Blumenblätter mussten, wie ich erwähnte, meistens sehr lange Zeit, oft mehrere Wochen in der alkoholischen Kalilösung verweilen, ehe der Farbstoff auskrystallisirte. Die folgende Tabelle wird eine Uebersicht von den untersuchten Pflanzen und den erhaltenen Resultaten geben.

---

[1] Molisch, l. c. pag. 21.

Datum, an welchem die Blumenblätter in die alkoholische Kalilösung gebracht wurden	Namen der Pflanzen	Beschreibung der Farbe und Gestalt der Plastiden bei der Untersuchung der lebenden Gewebe in Wasser	Datum der Untersuchung und Beschreibung der Plastiden und Krystalle nach dem Verweilen in der alkoholischen Kalilösung
16. Febr.	Eranthis hyemalis Salisb.	Kleine, eckige, hellgelbe Plastiden.	23. Febr. Im Gewebe unregelmässige, verzweigte, braungelbe Körper. Noch keine Krystalle. Die Zeit war zu kurz.
15. März.	Siphocampylus bicolor G. Dow. (Lobelia laxiflora H. B. et K.)	Kleine, rundliche, gelbe Plastiden.	22. März. Spitze, braungelbe Körper, etwa wie Krystalle.
19. April.	Primula officinalis Jacq.	Kleine, runde, gelbe Plastiden.	6. Mai. Kleinere und grössere Körperchen verschiedener Gestalt; gelbe Massen, wahrscheinlich von zusammengeballten Plastiden, welche noch Farbstoff enthalten.
			6. Juli. Viele braungelbe Krystallnadeln.
19. April.	Forsythia Fortuni Lindl. (F. suspensa Vahl.)	Kleine, runde, hellgelbe Plastiden.	6. Mai. Kleine, bräunliche, unregelmässige Körperchen und gelbe Massen.
			6. Juli. Braungelbe Krystallnadeln.
22. April.	Ficaria ranunculoides Moench. (Ranunculus Ficaria L.)	Kleine, runde oder eckige, gelbe Plastiden.	23. Mai. Gelbbraune, grössere Kugel und feine, unregelmässige, krystallähnliche, braungelbe Körper.
2. Mai.	Forsythia viridissima Lindl.	Kleine, runde, hellgelbe Plastiden.	1. Juni. Sehr viele kleine, bräunliche Körperchen, einige braungelbe grössere, und braungelbe Krystallnadeln.
2. Mai.	Adonis vernalis L.	Sehr kleine, gelbe Plastiden.	1. Juni. Kleine und grosse, runde, bräunliche Körper und viele braungelbe Krystallnadeln.

Datum, an welchem die Blumenblätter in die alkoholische Kalilösung gebracht wurden	Namen der Pflanzen	Beschreibung der Farbe und Gestalt der Plastiden bei der Untersuchung der lebenden Gewebe in Wasser	Datum der Untersuchung und Beschreibung der Plastiden und Krystalle nach dem Verweilen in der alkoholischen Kalilösung
2. Mai.	Waldsteinia geoides Willd.	Sehr kleine, runde, hellgelbe Plastiden.	1. Juni. Kleine, braune Körperchen. Der Farbstoff sehr wahrscheinlich noch nicht vollständig ausgezogen.
2. Mai.	Nonnea lutea DC. (Alkanna lutea A. DC.)	Kleine, runde, hellgelbe Plastiden.	1. Juni. Viele spitze, braungelbe Krystallnadeln, auch zu Büscheln vereinigt.
10. Mai.	Caltha palustris L.	Runde und eckige, gelbe Plastiden.	6. Juli. Braungelbe, runde und unregelmässige Körper, auch Nadeln und andere braungelbe Krystalle.
10. Mai.	Genista racemosa. (Cytisus racemosus Hort.)	Aeusserst kleine, gelbe Plastiden.	6. Juli. Braungelbe Körperchen und unregelmässige Massen. Nur wenige Krystalle, aber es sieht aus, als ob sie sich zu bilden anfangen.
10. Mai.	Tillandsia splendens Brogn.	Runde, gelbe Plastiden.	6. Juli. Schöne, braungelbe Krystallnadeln und Krystalle verschiedener Gestalt.
16. Mai.	Stilophorum diphyllum Nutt.		7. Juli. Braungelbe, feine, spitze, oft gekrümmte Krystallnadeln.
16. Mai.	Trollius europaeus L.	Runde, ovale und unregelmässige, gelbe Plastiden.	7. Juli. Aus der Lösung in destillirtes Wasser gebracht. 21. Juli. Schöne, braungelbe Krystalle und Krystallbüschel. Aller Farbstoff auskrystallisirt.

Datum, an welchem die Blumenblätter in die alkoholische Kalilösung gebracht wurden	Namen der Pflanzen	Beschreibung der Farbe und Gestalt der Plastiden bei der Untersuchung der lebenden Gewebe in Wasser	Datum der Untersuchung und Beschreibung der Plastiden und Krystalle nach dem Verweilen in der alkoholischen Kalilösung
16. Mai.	Trollius asiaticus L.	Runde und ovale, gelbe Plastiden.	7. Juli. Sehr deutlich zu sehen, wie der Farbstoff im Begriff ist, sich aus benachbarten Plastiden zu langen, braungelben Krystallnadeln zusammenzufügen. Auch Krystallbüschel anwesend.
16. Mai.	Kerria japonica DC.	Sehr kleine, gelbe Plastiden.	7. Juli. Lange, gekrümmte, braungelbe Krystalle.
16. Mai.	Lycaste aromatica Lindl.	Kleine, gelblichbraune Plastiden.	17. Dec. Grosse, braungelbe Krystallnadeln und Büschel (Fig. 9).
16. Mai.	Ranunculus gramineus L.	Runde, gelbe Plastiden.	6. Juni. Braungelbe, unregelmässige Massen und feine Nadeln. Aus der Lösung in destillirtes Wasser gebracht. 5. Juli. Die Zahl und Grösse der Krystalle hat sich vermehrt.
16. Mai.	Alyssum saxatile Bory et Chaub.	Kleine, gelbe Plastiden.	6. Juni. Gelbe Massen wie von zusammengeballten Plastiden und ziemlich viele braungelbe Krystalle. Sehr wahrscheinlich haben die Blätter noch nicht lange genug in der Lösung verweilt.
16. Mai.	Ranunculus repens L.	Runde, gelbe Plastiden.	6. Juni. Aus der Lösung in destillirtes Wasser gebracht. 5. Juli. Viele grosse, lange, gelbbraune Krystallnadeln.
16. Mai.	Ranunculus auricomus Schlecht.	Runde, gelbe Plastiden.	7. Juli. Bräunliche Massen und Körperchen und gelbbraune Krystalle.

Datum, an welchem die Blumenblätter in die alkoholische Kalilösung gebracht wurden	Namen der Pflanzen	Beschreibung der Farbe und Gestalt der Plastiden bei der Untersuchung der lebenden Gewebe in Wasser	Datum der Untersuchung und Beschreibung der Plastiden und Krystalle nach dem Verweilen in der alkoholischen Kalilösung
16. Mai.	Chelidonium majus L.	Kleine, hellgelbe Plastiden.	7. Juli. Aller Farbstoff auskrystallisirt in gekrümmten, braungelben Krystallnadeln, welche Büschel bilden.
16. Mai.	Sisymbrium Sophia L.	Kleine, gelbe Plastiden.	3. Juni. Aus der Lösung in destillirtes Wasser gebracht. 6. Juni. Gelbliche und farblose, runde Körper und gelbbraune Krystallnadeln.
8. Sept.	Impatiens Noli-tangere L.	Kleine, gelbe Plastiden.	9. Nov. Gelbbraune, spindelförmige Krystalle, auch zu Büscheln vereinigt (Fig. 10).
16. März.	Narcissus Pseudo-Narcissus L.	Runde, gelbe Plastiden.	22. April. Braungelbe Krystalle verschiedener Gestalt.
5. Febr.	Strelitzia Reginae Ait.	Spitze, gekrümmte, gelbrothe Plastiden.	16. Febr. Gestalt der Plastiden unverändert. Farbe mehr braunroth.
16. März.	Abutilon Darwini Hook. f.	Lange, spitze, oft gekrümmte, gelbe Plastiden.	22. März. Gelbbraune, gekrümmte Nadeln und unregelmässige Aggregaten von Kryställchen.

Die zwei letzten Pflanzen Strelitzia Reginae und Abutilon Darwini führen in ihren Blüthen krystallähnliche Plastiden. Ich fand in der kurzen Zeit, welche diese Blumenblätter in der Lösung verweilten, die Gestalt der Plastiden von Strelitzia nicht verändert, indem sich bei Abitulon Krystalle zu bilden anfingen.

Wie aus der Tabelle hervorgeht, war es mir möglich, in allen untersuchten Blüthen die Farbstoffkrystalle aufzuweisen. Bei Eranthis hyemalis konnte ich noch keine Krystalle finden, aber die braungelben, unregelmässig verzweigten Körper wiesen auf einen Anfang von Krystallisation hin. Die Zeitdauer des Verweilens in der alkoholischen Kalilösung ist in diesem Falle zu kurz gewesen. Später habe ich, wie aus dem Vergleich der Daten deutlich sein wird, die Blumenblätter viel länger in der Lösung belassen, bis aller oder der grösste Theil des Farbstoffes auskrystallisirt war.

Von allen in der Tabelle genannten Pflanzen wurden Stückchen der Blumenblätter aus der Lösung nach Auswaschen und Trocknen mit den Reagentien der ersten Abtheilung geprüft. Ohne Ausnahme wurden die Krystalle durch concentrirte Schwefelsäure, concentrirte Salpetersäure, Salzsäure mit Phenol und Bromwasser blau gefärbt. Auch in denjenigen Fällen, in welchen der Farbstoff noch nicht ganz auskrystallisirt war, trat dennoch die blaue Farbe hervor.

6. Früchte.

Obgleich die meisten der untersuchten Früchte schon im lebenden Gewebe Farbstoffkrystalle führen, brachte ich sie dennoch in die Kalilösung. Von denjenigen, welche in der Epidermis gefärbten Zellsaft haben, benutzte ich nur das innere Gewebe. Die folgende Tabelle gibt eine Uebersicht der erhaltenen Resultate.

Datum, an welchem die Präparate in die alkoholische Kalilösung gebracht wurden	Namen der Pflanzen	Beschreibung der Farbe und Gestalt der Plastiden bei der Untersuchung der lebenden Gewebe in Wasser	Datum der Untersuchung und Beschreibung der Plastiden und Krystalle nach dem Verweilen in der alkoholischen Kalilösung
16. Febr.	Rosa spec.	Gelbrothe, runde, stabförmige oder spitze Plastiden.	23. Febr. Die Plastiden unverändert, die Farbe mehr braunroth.
8. Sept.	Rosa spec. (dieselbe wie oben).	Gelbrothe, runde, stabförmige oder spitze Plastiden.	9. Nov. Braunrothe, lange Krystalle, gekrümmt und auch zu Büscheln vereinigt.
5. Febr.	Citrus Aurantium L.	Orangerothe, runde Plastiden.	23. Febr. Die Plastiden noch unverändert. Die Zeit war zu kurz.
8. Sept.	Solanum Dulcamara L.	Braungelbe Plastiden von verschiedener Gestalt.	11. Nov. Sehr schön zu beobachten, wie der Farbstoff aus der contrahirten Protoplasmamasse herauskrystallisirt.
8. Sept.	Sorbus Aucuparia L. (Pyrus aucuparia Ehrh.).	Rothgelbe, spindelförmige Plastiden.	11. Nov. Rothgelbe, spitze, oft gekrümmte Krystalle, einzeln und in Büscheln.

Datum, an welchem die Präparate in die alkoholische Kalilösung gebracht wurden	Namen der Pflanzen	Beschreibung der Farbe und Gestalt der Plastiden bei der Untersuchung der lebenden Gewebe in Wasser	Datum der Untersuchung und Beschreibung der Plastiden und Krystalle nach dem Verweilen in der alkoholischen Kalilösung
8. Sept.	Tomate spec.	Rothe, unregelmässig stab- und spindelförmige Plastiden.	11. Nov. Orangerothe, spitze, auch gekrümmte Krystalle, einzeln und in Büscheln.
9. Oct.	Physalis Franchetti.	Gelbrothe, runde, ovale und unregelmässig gebildete Plastiden.	14. Nov. Der Farbstoff ist im Begriff zu krystallisiren.

Bei der Rosa spec. zeigte sich die Zeit vom 16.—23. Februar nicht genügend zum Auskrystallisiren des Farbstoffes, indem nach einem Verweilen in der Lösung von zwei Monaten sich grosse Krystalle gebildet hatten. Ebenfalls war die Zeit von 5.—23. Februar zu kurz, um Krystalle im Gewebe von Citrus Aurantium zu bilden. In allen anderen Fällen, in denen ich die Theile der Früchte mehrere Wochen in der Lösung liess, erhielt ich Krystalle mit allen Eigenschaften, welche diejenigen aus den grünen Blättern kennzeichnen. Alle Krystalle aus den verschiedenen Früchten und auch die unveränderten Plastiden von Citrus Aurantium färbten sich mit den Reagentien blau.

7. Samen.

Ich brachte Theile des Arillus von Evonymus latifolius Mill. in die alkoholische Kalilösung und liess dieselben einige Wochen darin. Nach dieser Zeit zeigten die Präparate sehr grosse, spitze Krystalle, welche sich mit den Reagentien blau färbten.

8. Algen.

Ueber die gelben Farbstoffe der Algen bestehen nicht viele Untersuchungen. Ich werde hier in aller Kürze mittheilen, wie es mit unserer Kenntniss derselben steht.

Kraus[1]) gelang es mittelst seiner Methode, durch Schütteln der alkoholischen Lösung mit Benzol in „grasgrünen“ Algen den gelben und den blaugrünen Farbstoff, sein Kyanophyll und Xanthophyll aufzuweisen. Von nicht grün gefärbten Algen untersuchten Kraus

---

1) **Kraus**, l. c.

und Millardet[1]) zusammen die Diatomaceae und die Phycochromaceae, indem später Millardet[2]) allein die Farbstoffe der Fucaceae einer Untersuchung unterwarf. Sie fanden ausser dem in Wasser löslichen Farbstoff und dem grünen Chlorophyll einen gelben Farbstoff, welchen sie Phycoxanthin nannten. In seiner späteren ausführlichen Arbeit behauptet Kraus[3]), dass, was er und Millardet Phycoxanthin nannten, kein reiner Farbstoff, sondern eine Mischung von einem gelben Farbstoff und eine kleine Menge eines blaugrünen sei. Weiter theilt er mit, dass das reine Phycoxanthin, welches er aus Oscillarien herstellte, mit dem Xanthophyll der grünen Pflanzen nicht identisch, sondern nahe damit verwandt ist.

Hansen[4]), der die Farbstoffe der Fucaceae untersuchte, stellte aus Fucus vesiculosus die von ihm als Chlorophyllgelb und Chlorophyllgrün bezeichneten Bestandtheile dar, welche er auch im Chlorophyll der höheren Pflanzen fand, und betrachtet dieses Chlorophyllgelb im Gegensatz zu Kraus als identisch mit dem Phycoxanthin, welches Millardet aus Fucus erhielt.

Rostafinski[5]) beschäftigte sich mit dem rothen Farbstoff, welchen einige Chlorophyceae gelegentlich im Dauerzustande oder fortwährend aufweisen, wie z. B.: Chlamydococcus, Trentepohlia und Haematococcus. Er bekommt durch Trennung mit Alkohol zwei Farbstoffe, einen rothen und einen gelben. Diese Bestandtheile betrachtet er nach ihren chemischen Eigenschaften als identisch mit dem Gemisch von einem gelben und rothen Farbstoff, welchen er in Blüthen findet, dem Xanthin im Sinne von Frémy. Dieselben chemischen Eigenschaften, welche der Farbstoff von Chlamydococcus pluvialis im Dauerzustande hat, zeigt nach Klebs[6]) auch der Farbstoff von Euglena sanguinea. Endlich erwähnt noch Schrötter[7]) in einer vorläufigen Mittheilung, dass er in Sarcina aurantiaca und Staphylococcus pyogenes

---

1) Kraus et Millardet, Sur le Pigment des Phycochromacées et des Diatomées. Comptes rendus. T. 66. 1868.

2) Millardet, Sur la nature du Pigment des Fucoïdées. Comptes rendus. T. 68.

3) Kraus, l. c.

4) Hansen, Das Chlorophyllgrün der Fucaceae. Arbeiten des Würzburger Institutes. Bd. III. 1888.

5) Rostafinski, Ueber den rothen Farbstoff einiger Chlorophyceae. Bot. Zeit. 1881.

6) Klebs, Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. Tüb. Bd. I.

7) Schrötter, Centralbl. f. Bakt. und Par.-Kunde. 1896.

aureus einen Lipoxanthinfarbstoff gefunden habe, welcher sich mit Schwefelsäure blau färbt. Auf welche Weise er den Farbstoff untersuchte, beschreibt er nicht.

Alle Untersuchungen beziehen sich auf chemische oder spectralanalytische Versuche der extrahirten Farbstoffe. Im Allgemeinen haben sie also gelehrt, dass in grünen, wie in anders gefärbten Algen neben dem Chlorophyll und neben dem in Wasser löslichen braunen, rothen oder blauen Farbstoff noch ein gelber in Wasser unlöslicher Farbstoff vorhanden ist, von dem es nicht unwahrscheinlich ist, dass er mit dem gelben Begleiter des Chlorophylls der grünen Pflanzen identisch sei. Und weiter, dass einige gefärbte Algen einen Farbstoff besitzen, welcher die nämlichen Eigenschaften wie der Farbstoff aus gelben Blüthen aufweist.

Ich untersuchte mehrere Algen, grüne und anders gefärbte nach der Kalimethode.

Molisch[1]) hat mit **Spirogyra** schon denselben Versuch gemacht, er erhielt aber keine präcisen Resultate, weil, wie er mittheilt, die Krystallisation bald eintrat, bald ausblieb. Ich vermuthe, dass auch hier wieder die zu kurze Zeitdauer die Ursache dieser negativen Resultate ist. Ich fand nach einigen Tagen keine Krystalle in den nämlichen Algen, worin sich nach einigen Wochen recht schöne Krystalle gebildet hatten.

Für die Versuche wurden möglichst reine Massen von Algen gewählt und diese wurden, von dem überschüssigen Wasser befreit, in die alkoholische Kalilösung gebracht. Bei den meisten von diesen Versuchsobjecten, insbesondere den Braunalgen habe ich die Lösung nach einiger Zeit mit einer neuen ersetzt. Die folgende Tabelle wird eine Uebersicht von den erhaltenen Resultaten geben.

Datum, an welchem die Algen in die alkoholische Kalilösung gebracht wurden	Namen der Algen	Datum der Untersuchung und Beschreibung der Krystalle nach dem Verweilen in der alkoholischen Kalilösung
		Diatomeae.
8. Mai	Einige Fragillaria spec.	22. Sept. Gelbbraune, sehr kleine Kryställchen, in fast jeder Zelle eines, bisweilen zwei (Fig. 11).

---

[1]) **Molisch**, l. c.

Datum, an welchem die Algen in die alkoholische Kalilösung gebracht wurden	Namen der Algen	Datum der Untersuchung und Beschreibung der Krystalle nach dem Verweilen in der alkoholischen Kalilösung
		Cyanophyceae.
7. Dec.	Oscillaria Froelichii Kg.	29. Dec. Die Zellwände sind unsichtbar, aber die Zellen noch mit einander verbunden. In jeder Zelle kleine und grössere braungelbe Krystalle und Krystallbüschel (Fig. 12).
21. Dec.	Anabaena Flos-aquae Bréb.	2. Jan. Braungelbe, kleine Kryställchen.
		Chlorophyceae.
18. Aug.	Hydrodictyon utriculatum L.	12. Dec. Braungelbe, grosse Krystalle und Krystallbüschel.
18. Aug.	Oedogonium spec.	1. Nov. In jeder Zelle mehrere braungelbe bis orange Krystallnadeln und Büschel (Fig. 13).
31. Aug.	Cladophora glomerata Kg.	1. Nov. Viele orangegelbe, spitze, oft gekrümmte Krystallnadeln (Fig. 14).
20. Aug.	Enteromorpha intestinalis Lk.	19. Dec. Orangegelbe Krystallnadeln und Stäbchen (Fig. 15).
12. März.	Chara fragilis Desv.	18. März. Schon kleine, oranggelbe Kryställchen gebildet.
		Fucoideae.
9. Aug.	Fucus vesiculosus L.	13. Dec. Braungelbe, grosse Krystallnadeln und Täfelchen (Fig. 16).
9. Aug.	Fucus serratus L.	6. Dec. Braungelbe, spitze Krystalle, meistens eines oder zwei in jeder Zelle.
9. Aug.	Laminaria saccharina L.	2. Nov. Braungelbe, kleine, unregelmässige Kryställchen. 13. Dec. Braungelbe, spitze und stabförmige Krystalle grösser als am 2. Nov. (Fig. 17).
9. Aug.	Laminara digitata L.	1. Nov. Gelbbraune, spitze Krystallnadeln, an einigen Stellen ausserordentlich lang.

Datum, an welchem die Algen in die alkoholische Kalilösung gebracht wurden	Namen der Algen	Datum der Untersuchung und Beschreibung der Krystalle nach dem Verweilen in der alkoholischen Kalilösung
20. Aug.	Chorda filum L.	6. Dec. Braungelbe, spitze Krystallnadeln, auch Stäbchen und Büschel (Fig. 18).
20. Aug.	Ascophyllum nodosum L.	6. Dec. Braungelbe Krystallnadeln und Stäbchen. Auch unregelmässige, gelbe Protoplasmamassen, aus denen der Farbstoff noch nicht vollkommen auskrystallisirt ist.
20. Aug.	Porphyra laciniata Lightf.	6. Dec. Braungelbe Krystallnadeln und Stäbchen (Fig. 19).
		Florideae.
20. Aug.	Ceramium rubrum Huds.	6. Dec. Orangegelbe, kleine, stab- oder tafelförmige Krystalle (Fig. 20).
20. Aug.	Polysiphonia spec.	6. Dec. Viele braungelbe, lange, spitze Krystallnadeln.

Die Krystalle, welche sich in diesen Algen gebildet hatten, zeigten sich denen aus den anderen untersuchten Pflanzentheilen völlig ähnlich. Auch färbten sie sich mit den Reagentien der ersten Abtheilung blau.

Resultate der Abtheilung II.

In allen untersuchten Pflanzentheilen fand ich also Krystalle. Diese liegen in dem Gewebe, das meistens ganz farblos ist. Die Zellwände sind undeutlicher geworden, in einigen Fällen waren sie gar nicht mehr zu sehen. Das Protoplasma ist verschwunden oder liegt als eine durchscheinende unregelmässige Masse in den Zellen. Die Krystalle stimmen völlig mit denjenigen überein, welche Molisch und auch ich in grünen und etiolirten Blättern erhielten. Für die ausführliche Beschreibung der physikalischen und chemischen Eigenschaften verweise ich auf die Arbeit von Molisch[1]). Ich werde nur einige Eigenschaften hervorheben, welche von besonderem Interesse bei der Vergleichung der Krystalle aus den verschiedenen Pflanzentheilen sind. Die Farbe variirt zwischen goldgelb, braungelb und orange. Diesen Unterschied findet man nicht nur zwischen

---

1) Molisch, l. c.

den Krystallen aus verschiedenen Pflanzentheilen, sondern die Krystalle in demselben Präparat erscheinen heller oder dunkler, je nachdem sie kleiner oder grösser sind oder eine verschiedene Lage haben. Im Lichte verschwindet die Farbe nach einiger Zeit.

Alle Krystalle ohne Ausnahme, welche ich auf diesen Punkt untersuchte, zeigen Pleochroismus. Besonders schön ist der Perlmutterglanz, wenn man das Sonnenlicht schief auf das Präparat fallen lässt und im auffallenden Lichte beobachtet. Beim Drehen der Mikrometerschraube des Mikroskopes sieht man dann das Farbenspiel sehr schön.

Grösse und Gestalt der Krystalle sind sehr mannigfaltig; Nadeln, Büschel und Täfelchen sind die hauptsächlichsten Formen, welche auch alle zugleich in einem Präparat vorkommen können.

Weiter zeigen die trockenen Krystalle auch dieselben chemischen Eigenschaften wie der Farbstoff der frisch getrockneten Pflanzentheile, das heisst, sie färben sich, wie ich in der Beschreibung hervorhob, ganz wie dieser Farbstoff blau mit den erwähnten Reagentien, und sind auch die Krystalle löslich in Aether, Alkohol, Eisessig, Chloralhydrat und unlöslich in Wasser und Glycerin.

Abtheilung III.

Die Untersuchung mit verdünnten Säuren.

Ich werde hier eine Uebersicht der Resultate der mit Säuren behandelten Pflanzentheile geben:

1. Blätter und andere grüne Pflanzentheile.

In der hier aufgeführten Tabelle findet man in der ersten Spalte die Namen der untersuchten Pflanzen. In den folgenden Spalten deutet ein horizontaler Strich an, dass der in der ersten Spalte verzeichnete Pflanzentheil mit der betreffenden Säure behandelt wurde:

	Fluorwasserstoffsäure	Salzsäure	Chromsäure	Oxalsäure	Weinsäure	Pikrinsäure
Selaginella Martensii. (Fig. 21) . .	—	—		—	—	—
Selaginella Krauseana	—					
Elodea canadensis Michx. (Fig. 22) .	—	—	—	—	—	
Viola tricolor L. (Fig. 23)	—	—	—	—	—	
Stellaria media Cyrill.	—					—
Primula officinalis Jacq.	—					
Funaria hygrometrica Hedw. . . .	—					
Fritillaria imperialis L.	—					
Adiantum spec.	—					

	Fluorwasserstoffsäure	Salzsäure	Chromsäure	Oxalsäure	Weinsäure	Pikrinsäure
Marchantia polymorpha L.						—
Aspidistra elatior Blume. (Blatt und Blattstiel)	—		—			
Philodendron pertusum Kunth et Bouché. [Monstera deliciosa] (Blattstiel)	—		—			
Opuntia spec.	—		—			

In allen oben genannten Fällen fand ich schöne Carotinkrystalle, die mit den Reagentien der ersten Abtheilung behandelt die blaue Farbe zeigten.

2. Blüthen.

In den Blumenblättern, welche ich in verschiedene verdünnte Säurelösungen brachte, fand ich stets am nächsten Tage die Plastiden unverändert zurück. Nach einigen Tagen konnte ich beobachten, wie die Plastiden zu unregelmässigen Körpern vereinigt waren, aus denen der Farbstoff zu krystallisiren anfing. Diese Präparate zeigten ganz dasselbe Bild, wie diejenigen von Blumenblättern, welche zu kurze Zeit in der alkoholischen Kalilösung verweilt hatten. Noch einige Tage später fand ich wohlausgebildete Krystalle. Die besten Resultate erhielt ich, nachdem die Objecte etwa siebzehn Tage in einer 1 proc. Lösung der Fluorwasserstoffsäure verweilt hatten.

Auf diese Weise untersuchte ich: Manettia bicolor Paxt., Abutilon Darwini Hook. f., Siphocampylus bicolor G. Dow, Primula officinalis Jacq., Nonnea lutea DC. (Fig. 24), Stilophorum diphyllum Nutt., Chelidonium majus L. und Trollius asiaticus L.

Die Krystalle färbten sich mit den Reagentien blau.

3. Grüne Algen.

Von diesen untersuchte ich mit Fluorwasserstoffsäure: Hydrodictyon utriculatum L., Spirogyra crassa, Cladophora glomerata Kg. und Enteromorpha intestinalis Lk.; ausserdem Hydrodictyon utriculatum L. auch mit Pikrinsäure.

Die Krystalle und Körperchen, welche sich in den Algen bildeten, waren ganz denjenigen aus anderen grünen Pflanzentheilen gleich und zeigten mit den Reagentien die blaue Farbe.

4. Fucoideae.

Theile von Laminaria saccharina L., Fucus serratus L., Porphyra lacinata Lightf., Ascophyllum nodosum L. und Chorda filum L. wurden in eine 2- und 5proc. Lösung von Fluorwasserstoffsäure gebracht. Ich liess dieselben längere Zeit, fünf bis dreizehn Tage, in der Lösung und fand nach dem Auswaschen keinen sichtbaren Unterschied zwischen der Grösse und Menge der Krystalle in den Algen, aus der 2proc. und aus der 5proc. Lösung. In beiden Fällen stimmten die Präparate ganz mit denen von grünen Pflanzentheilen überein. Sie färbten sich mit den Reagentien der ersten Abtheilung blau.

Resultate und Schlussbemerkungen.

Aus den vorhergehenden Beobachtungen ziehe ich das nachfolgende Resultat:

Der gelbe bis rothe Farbstoff der Plastiden aus grünen, gelbbunten, etiolirten und herbstlich vergilbten Blättern, aus Blüthen, Früchten und Samen, aus Diatomaceen, Grünalgen, Blaualgen, Braunalgen und Rothalgen zeigt, im Pflanzentheil selbst untersucht, chemische und physikalische Eigenschaften, welche mit denen des Carotins aus der Wurzel von Daucus Carota völlig übereinstimmen.

Ich schliesse also: In den Plastiden aller Pflanzen und Pflanzentheile, welche Chlorophyll enthalten und der Kohlensäureassimilation fähig sind, wird das Carotin als steter Begleiter des Chlorophylls angetroffen. Ausserdem kommt es in etiolirten Pflanzentheilen und gelbbunten Blättern, die später ergrünen können, vor, und auch in Theilen, welche vorher grün waren und den grünen Farbstoff verloren haben, wie herbstlich vergilbten Blättern, manchen Blüthen und Früchten. Schliesslich findet man das Carotin in einigen Fällen, wo die grüne Farbe in den Plastiden lebenslang ausbleibt, das heisst in einigen gelbbunten Blättern und Blumenblättern.

Diese allgemeine Verbreitung des Carotins weist auf einen grösseren physiologischen Werth als ihm bisher im Allgemeinen zugeschrieben ward.

Von vielem Interesse in dieser Hinsicht ist eine Beobachtung von Engelmann[1]), welche er gelegentlich mittheilt. Er fand, dass der gelbe Theil eines Blattes des Sambucus nigra var. aurea assimiliren kann und dass etiolirte Keimlinge von Nasturtium schon assimiliren, wenn das Chlorophyll sich noch nicht nachweisen lässt. Hieraus geht hervor, dass Carotin im Stande ist zu assimiliren, und dies wundert uns nicht so sehr, seit von Engelmann[1]) nachgewiesen wurde, dass selbst die in Wasser löslichen Farbstoffe der nicht grün gefärbten Algen bei der Assimilation dieser Pflanzen mit thätig sind. Auch aus den Angaben Engelmann's[2]) über das zweite Maximum der Assimilationscurve für grüne Pflanzentheile im Blau zeigt sich die Assimilationsthätigkeit des Carotins mit grosser Wahrscheinscheinlichkeit. Nach Engelmann besteht eine Beziehung zwischen Absorption und Assimilation, und weil das Carotin gerade derjenige Bestandtheil des Chlorophylls ist, welcher die blauen Strahlen absorbirt, folgt hieraus schon, dass das Carotin Antheil an der Assimilation nehmen muss. Diese Annahme wird durch die Untersuchungen von Kohl[3]) bestätigt. Dieser Forscher bestimmt die Grösse der Assimilation in verschieden gefärbtem Licht mit Hilfe seiner „volumetrischen Blasenzählmethode“ und findet in Uebereinstimmung mit Engelmann, dass die blauen Strahlen einen viel grösseren Antheil an der assimilatorischen Wirkung haben, als bisher angenommen wurde. Er neigt sich zur Annahme, dass dem Carotin die Function der assimilatorischen Ausnutzung dieser Strahlen zukommt. Auch Immendorf[4]) betonte schon früher, dass das stete Vorkommen des Carotins im Chlorophyllkorn und seine hervorragende Neigung, Sauerstoff zu binden, vielleicht darauf hindeutet, dass diesem Farbstoffe bei der Assimilation eine Rolle zuertheilt ist.

---

[1]) Engelmann, Die Farben bunter Laubblätter und ihre Bedeutung für die Zerlegung der Kohlensäure im Lichte. Bot. Zeit. 1887, Nr. 25—29.

Auch noch in anderer Hinsicht scheint mir das Resultat dieser Untersuchung von Bedeutung. Weil nämlich die allgemeine Verbreitung des Carotins als steter Begleiter des Chlorophylls und auch die assimilatorische Wirksamkeit des Carotins bewiesen sind, so kommt die Frage nach dem Zusammenhang zwischen Carotin und Chlorophyll bedeutend mehr in den Vordergrund.

---

1) Engelmann, Farbe und Assimilation. Bot. Zeit. Bd. 41, 1883.

2) Engelmann, Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation in Pflanzenzellen. Bot. Zeit. 42. Jahrg. 1884.

3) Kohl, Assimilatorische Energie der blauen und violetten Strahlen des Spectrums. Ber. d. Bot. Ges. XV. 1897, pag. 111 und: Die assimilatorische Energie des blauen Lichtes. Ber. d. Bot. Ges. XV, 1897 pag. 361.

4) Immendorf, l. c. pag. 519.

Ueber diesen Zusammenhang zwischen dem gelben und dem grünen Farbstoff der Plastiden, insbesondere über die Frage, ob das Chlorophyll aus dem Etiolin hergeht, wurde viel geschrieben. Schon von **Marquart**[1]) und **Weiss**[2]) wurde eine genetische Beziehung zwischen dem Farbstoff der Blüthen und dem Chlorophyll als wahrscheinlich betont. Später beschrieben **Meyer**[3]) und **Schimper**[4]) den Uebergang von etiolirten in grüne Plastiden; aber **Kraus**[5]) machte zuerst Versuche, den Uebergang des einen Farbstoffes in den anderen zu beweisen. Diese Versuche wurden von **Wiesner**[6]) mehr ausführlich wiederholt mit dem Resultat, dass er das Etiolin als die Muttersubstanz des Chlorophylls betrachtet. Seiner Meinung nach ist das Etiolin ebenfalls wie das Chlorophyll eisenhaltig, eine Annahme, welche sich vielleicht, für beide, unseren heutigen Kenntnissen nicht anschliesst. **Arnaud**[7]) fand für das Carotin, dessen Identität mit dem Etiolin in vorliegender Untersuchung bewiesen ist, die Zusammensetzung $C_{26}H_{38}$ und fast allgemein wird seit den Untersuchungen von **Molisch**[8]) das Chlorophyll als eisenfrei betrachtet, wie auch **Pfeffer**[9]) in seinem Lehrbuch thut.

Die Meinung **Wiesner's** über das Hervorgehen des Chlorophylls aus dem Etiolin ist von vielen Forschern angenommen. Dass aber dieser Zusammenhang noch nicht als eine unangreifbare Wahrheit dasteht, beweist das oben genannte Lehrbuch von **Pfeffer**[10]). Dieser kommt darin zu dem Schlusse, dass die physiologische Frage, ob das Chlorophyll aus dem gelben Farbstoff hervorgeht, noch nicht gelöst ist.

Jedenfalls sind die chemischen Aenderungen, welche sich bei diesem Uebergang abspielen sollten, noch grösstentheils unbekannt und liegen hier unserer Kenntniss noch keine eingehenden Untersuchungen zu Grunde. Nun es aber bewiesen ist, dass das Carotin allgemein verbreitet vorkommt, dass es nicht nur das Chlorophyll immer begleitet, sondern schon vor dem Chlorophyll auftritt und nach

---

1) **Marquart**, l. c.

2) **Weiss**, l. c.

3) **Meyer**, Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. 1883.

4) **Schimper**, Ueber die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Zeit. 1883.

5) **Kraus**, l. c.

6) **Wiesner**, l. c.

7) **Arnaud**, l. c.

8) **Molisch**, Die Pflanze in ihrer Beziehung zum Eisen. 1892.

9) **Pfeffer**, l. c. pag. 297.

10) **Pfeffer**, l. c. pag. 298.

dem Verschwinden des Chlorophylls noch existirt, ist die Frage nach dem Zusammenhang zwischen Chlorophyll und Carotin von noch grösserem Interesse geworden. Sollte es gelingen, diesen Zusammenhang zu beweisen, so wird die Kenntniss des Carotins uns den Weg zur Kenntniss des Chlorophylls bahnen.

Groningen, November 1899.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren 1—20 stellen Gewebe vor, welche der alkoholischen Kalimethode unterworfen waren.

Fig. 1. Daucus Carota L. Stück aus der Rinde der Wurzel. Die Zellwände sind undeutlich. 640/1.

Fig. 2. Selaginella Martensii. Blattstück. Epidermiszelle mit darunter liegenden Mesophyllzellen, in welchen die Krystalle liegen. 430/1.

Fig. 3. Aucuba japonica Thunb. Zellen aus dem goldgelben Theil eines Blattes. 640/1.

Fig. 4. Aesculus Hippocastanum L. Zellen aus dem Mesophyll eines herbstlich vergilbten Blattes. 640/1.

Fig. 5. Mespilus germanica L. Zellen aus dem Mesophyll eines herbstlich vergilbten Blattes. 640/1.

Fig. 6. Acer Pseudo-Platanus L. Zellen aus dem Mesophyll eines herbstlich vergilbten Blattes. 430/1.

Fig. 7. Hordeum vulgare L. Zellen eines etiolirten Blattes. 430/1.

Fig. 8. Helianthus annuus L. Zellen aus den etiolirten Cotyledonen. Die Zellwände sind undeutlich. 430/1.

Fig. 9. Lycaste aromatica Lindl. Zellen aus dem Perigon. Das Gewebe ist etwas macerirt und die Zellen sind über einander geschoben. 430/1.

Fig. 10. Impatiens Noli-tangere L. Zellen aus der Blumenkrone. 640/1.

Fig. 11. Fragilaria spec. Theil eines Zellbandes. Die Zellen noch mit einander verbunden. 640/1.

Fig. 12. Oscillaria Froelichii Kg. Theil eines Fadens. Die Zellwände sind verschwunden. 640/1.

Fig. 13. Oedogonium spec. 430/1.

Fig. 14. Cladophora glomerata Kg.

Fig. 15. Enteromorpha intestinalis Lk. 640/1.

Fig. 16. Fucus vesiculosus L. Zellen aus dem Thallus. Die Zellwände sind undeutlich. 640/1.

Fig. 17. Laminaria saccharina L. Zellen aus dem Thallus. 640/1.

Fig. 18. Chorda filum L. 640/1.

Fig. 19. Porphyra laciniata Lightf. 640/1.

Fig. 20. Ceramium rubrum Huds. 640/1.

Fig. 21. Selaginella Martensii. Zellen eines Blattes, welches drei Tage in einer Lösung, die $1^0/_0$ der 40proc. käuflichen Lösung von Fluorwasserstoffsäure enthielt und nachher einen Tag in destillirtem Wasser verweilt hatte. 640/1.

Fig. 22. Elodea canadensis Michx. Zellen eines Blattes, welches einen Tag in einer Lösung, die $2^0/_0$ der 40proc. käuflichen Lösung von Fluorwasserstoffsäure enthielt, verweilt hatte. 640/1.

Fig. 23. Viola tricolor L. Zellen eines Laubblattes, welches drei Tage in einer 5proc. Lösung von Salzsäure verweilt hatte. 430/1.

Fig. 24. Nonnea lutea DC. Zellen der Blumenkrone, welche eine Woche in einer Lösung, die $1^0/_0$ der 40proc. käuflichen Fluorwasserstoffsäure enthielt, verweilt hatte. 640/1.

Litteratur.

Das Aetherverfahren beim Frühtreiben mit besonderer Berücksichtigung der Fliedertreiberei. Von **W. Johannsen.** Mit 4 Fig. im Text. Jena, Verlag von Gustav Fischer.

Das vorliegende Schriftchen ist für die gärtnerische Praxis bestimmt, bei dem hohen theoretischen Interesse, welches sich an die Frage nach der Verursachung der Ruheperioden knüpft, wird es aber auch die Botaniker interessiren, zumal die ausführlichere Abhandlung des Verf. noch nicht erschienen ist. Er hebt hervor, dass die (wohl nur bei den Praktikern) verbreitete Meinung, dass das Austreiben eines Organs mit periodischer Wachsthumsunterbrechung um so leichter zu ermöglichen sei, je reifer es sei, nicht zutreffe. Dies zeigen die Embryonen mancher Samen; auch das Austreiben der für das nächste Jahr bestimmten Knospen durch künstliche Entlaubung u. s. w. lässt sich nur in einem Stadium, wo die Knospenentwickelung noch nicht abgeschlossen ist, ermöglichen. J. unterscheidet bei der Ruheperiode drei Phasen: Vorruhe, Mittelruhe und Nachruhe — entsprechend abnehmender Austreibungsfähigkeit, völliger Ruhe, zunehmender Austreibungsfähigkeit. Beim Flieder sind die Knospen in Vorruhe von ihrer Anlage etwa bis zum Hochsommer, in Mittelruhe etwa bis Ende October, in Nachruhe bis Ende December, von da an hält nur die Kälte das Austreiben zurück. Durch Behandlung mit Aetherdämpfen (die des Näheren erläutert wird) kann nun das Austreiben 3—6 Wochen früher als unter sonst gleichen Bedingungen veranlasst werden, besonders wirksam ist das Aetherisiren in der „Vorruhe“. Es wird mit Erfolg schon praktisch angewendet.

Monsunia, Beiträge zur Kenntniss der Vegetation des süd- und ostasiatischen Monsungebietes. Von **O. Warburg.** Band I. Mit 11 Taf. Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann. 1900. Preis 40 Mk.

Auf einer vierjährigen Reise hat der Verf. im süd- und ostasiatischen Monsungebiet ein reiches Material gesammelt, dessen Bearbeitung in dem gross angelegten Werke, dessen erster Band nun vorliegt, dargeboten wird. Auch von anderen Forschern in dem genannten Gebiete angelegte Pflanzensammlungen werden verwerthet. Die ersten Bände sollen hauptsächlich den descriptiven Theil, der letzte Band allgemeinere Ergebnisse und kleinere floristisch-biologische Zusammenstellungen bringen. Der erste Band enthält nach einer kurzen Einleitung die Pilze (bearbeitet von Hennings), die Algen (nach F. Heydrich), die Lebermoose (nach V. Schiffner), die Moose (bearbeitet von V. F. Brotherus), die Sphagnaceae (von Warnstorf), die Filicinen (Christ) und Rhizocarpeen, Equiseteen, Lycopodiaceen, Selaginelleen, Cycadeen, Coniferen von Warburg. Von den 11 Tafeln enthalten zwei gute photographische Aufnahmen. — Die „Monsunia“ wird zweifellos für die botanische Erforschung des süd- und ostasiatischen Monsungebiets ein wichtiges Quellenwerk werden.

Die Bäume und Sträucher des Waldes in botanischer und forstwirthschaftlicher Beziehung. Von **G. Hempel** und **K. Wilhelm.** Wien, Verlag von Ed. Hölzel.

Das verdienstliche, namentlich auch durch seine künstlerisch ausgeführten Tafeln hervorragende Werk wurde früher wiederholt besprochen. Es liegt jetzt abgeschlossen vor in drei mit 60 Tafeln ausgestatteten Bänden. Sie bieten ein treffliches Material zur Einleitung in die Naturgeschichte der mitteleuropäischen Holzgewächse, die nicht nur für die forstliche und gärtnerische Praxis sehr werthvoll, sondern auch zur Einleitung in die Botanik besonders geeignet sind. Das erste, was man als Knabe von Pflanzen kennen zu lernen pflegt, sind ja doch Bäume und Sträucher, die schon durch den Habitus dem Gedächtniss sich einprägen. Einsichtige Lehrer können an diese Pflanzen eine Einführung in die Hauptthatsachen der Botanik überhaupt anknüpfen. Aus diesem Grunde wäre dem vorliegenden Werke auch in Schul- und Volksbibliotheken eine weite Verbreitung zu wünschen.

Graminées. Descriptions, figures et usage des graminées spontanées et cultivées de France, Belgique, Iles Britanique, Suisse. Par **P. Husnot** à Cahen par Athis (Orne) 1896—1899. Preis 25 frcs.

Der Verf. hat sich entschlossen, auf seine Kosten ein Werk herauszugeben, welches die Beschreibung und Abbildung der Gräser enthält, welche in den im Titel genannten Gebieten wachsen. Die Zeichnungen hat er selbst angefertigt und lithographisch vervielfältigt. Sie tragen wesentlich dazu bei, ein leichtes Bestimmen der Gräser zu ermöglichen, zumal auch die Diagnosen die Hauptmerkmale der Vegetations- wie der Fortpflanzungsorgane eingehend hervorheben. Das Werk wird also namentlich denen, die praktisch mit Gräsern zu thun haben, von Nutzen sein.

Die Pflanze im Zauberglauben. Ein Katechismus der Zauberbotanik. Mit einem Anhange über Pflanzensymbolik. Von **G. W. Gessmann.** Wien, A. Hartleben's Verlag.

Man erwarte in diesem Buche nicht etwa eine neue culturgeschichtliche Darstellung des „Zauberglaubens“ soweit er die Pflanzen betrifft, nein, der Verfasser (der mit dem deutschen Stil und der lateinischen Deklination auf etwas gespanntem Fusse steht) gibt mehr: er lehrt uns, wie man eine Pflanze „magnetisiren“ kann („dadurch, dass man sie in der Richtung des Wachsthums, d. h. von der Wurzel gegen die Spitze zu — ohne dass es aber nöthig wäre, sie zu berühren — mit den Fingerspitzen der beiden Hände streicht“) und er fordert die exakte Forschung auf, die Einwirkung der „menschlichen Ausströmungen auf die Pflanzenwelt und sonstigen lebenden Wesen etwas genauer zu studiren“, weiht uns ein in die Pflanzen-„Palingenesie“ und die Pflanzensymbolik (eine Sammlung von Albernheiten); schade, dass sein Elaborat fünfhundert Jahre zu spät erschienen ist.

Die Pusstenflora der grossen ungarischen Tiefebene. Von **Fr. Woenig.** Leipzig, C. Meyer's geographisches Institut. Preis 3 Mk. (Mit einer farbigen Beilage und zahlreichen Pflanzenbildern im Text.)

Das kleine Buch, welches nach dem Tode des Verf. von Dr. E. Zürn herausgegeben worden ist, schildert etwa im Stile der Kerner'schen Darstellungen die **Puesstenflora** in beredter und anziehender Weise, weniger für den Fachbotaniker, als für einen grösseren Leserkreis. Diesem werden auch die bildlichen Beigaben erwünscht sein, die dem Fachbotaniker nicht immer genügen werden.

K. Goebel.

Malinvaud, Classification des espèces et hybrides du genre Mentha. (Extrait de Comptes rendus du Congres de Sociétés savantes en 1898, Sciences.) I généralités, pag. 1—4.

Während es leicht ist, die Gesammtheit der französischen *Mentha*-Arten fünf Typen unterzuordnen *(M. silvestris, viridis, rotundifolia, aquatica, arvensis)*, macht die scharfe Begrenzung der einzelnen Species grosse Schwierigkeiten. Verf. sieht sich vor die Aufgabe gestellt, zu entscheiden, ob z. B. *Mentha aquatica* und *M. arvensis* als die Variationsextreme einer und derselben Art aufzufassen sind, oder ob die intermediären Formen, welche jene beiden Arten verknüpfen, Kreuzungsprodukte darstellen, oder endlich, ob diese intermediären Formen anzusehen sind als Bildungsphasen neuer Arten, welche erst im Begriff sind zu entstehen, und aus den beiden Urformen durch successive Differenzirung hervorgegangen sind.

Verf. bekennt sich zu der zweiten Auffassung und macht einige allgemeine Angaben über Hybridenbildung bei den französischen *Mentha*-Arten. Die Hybriden *rotundifolia-silvestris* und *aquatica-arvensis* verhalten sich wie echte Arten. Die Kreuzung kommt leicht und regelmässig zu Stande. Selten sind Hybriden von *arvensis* und *rotundifolia* u. a.

Keine Kreuzung findet statt zwischen *arvensis* und *silvestris*.

Ein kräftiger vegetativer Vermehrungsmechanismus befördert die oft ausserordentliche Verbreitung der Hybriden, deren Geschlechtsorgane meistens (bes. die männlichen) verkümmert sind.

Neger.

Eingegangene Litteratur.

Abel R. und Buttenberg P., Ueber die Einwirkung von Schimmelpilzen auf Arsen und seine Verbindungen. S.-A. aus Zeitschr. f. Hygiene u. Infectionskrankheiten 32. Bd. 1899.

Anheisser R., Ueber die aruncoide Blattspreite, ein Beitrag zur Blattbiologie. S.-A. aus Flora Bd 87 1900.

Barnes Ch R., The progress and problems of plant physiology. American Association for the advancement of science. 1899.

Bower, Studies in the morphology of spore producing members. IV. The leptosporangiate ferns. Philosoph. Transactions of the royal society of London. Series B Vol. 192 pp. 29—138, Plates 2—7.

Brand F., Mesogerron, eine neue Chlorophyceengattung. S.-A. aus Hedwigia Bd. XXXVIII. 1899.

— — Ueber einen neuen Typus der Algenchlorophoren. S.-A. aus Ber. d. Deutschen bot. Ges 1899 Bd. XVII Heft 10

Buller A. H. R., Die Wirkung der Bacterien auf tote Zellen. Inaug.-Dissert. Leipzig 1899.

Bulletin de l'institut botanique de Buitenzorg Nr. II.

Clark J. P, Electrolytic dissociatien and toxic effect. S.-A. aus Journal of Physical Chemistry Vol 3 Nr. 5. 1899.

Dale E., On certain outgrowths (Intumescences) on the green parts of Hibiscus vitifolius L. Extr. from the Proceedings of the Cambridge philosophical society Vol. X pt. IV.

Dalla Torre K. W., Botanische Bestimmungstabellen für die Flora von Oesterreich etc. Zweite umg. u. verm. Aufl Wien, Alfr. Hölder 1899. Preis 1 Mk. 60 Pf.

Mac Dougal D. T., Symbiosis and Saprophytism. Contributions from the New York botanical garden Nr. 1.

Darwin Francis, On Geotropism and the localisation of the sensitive Region. Annals of botany Vol. XIII Dec. 1899.

Derick, Carrie M., Notes on the development of the holdfasts of certain Florideas. S.-A. aus Botanical gazette 1899 Vol. XXVIII Nr. 4.

Farlow W. G., Adress of the President before the American society of Naturalists. Reprinted from Science N. S. Vol. XI. 1900.

— — *Botanical bibliography. Repr. from Bot. Gaz. January 1900.*

Feinberg, Ueber den Bau der Bacterien. S.-A. aus d. Deutschen medicinischen Wochenschr. 1900 Nr. 4.

Giesenhagen K., Unsere wichtigsten Culturpflanzen. Sechs Vorträge aus der Pflanzenkunde. (1 Mk. 15 Pf.) Leipzig, Verlag v. B. G. Teubner

Gradmann Dr. R., Das Pflanzenleben der schwäbischen Alb, mit Berücksichtigung der angrenzenden Gebiete Süddeutschlands. Mit 50 Chromotafeln, 2 Kartenskizzen, 10 Vollbildern und über 200 Textfiguren. 2. Auflage. Tübingen 1900.

Halácsy E. de, Conspectus florae graecae. Volumen I fasciculus I. Lipsiae, sumptibus Guil. Engelmann 1900. Preis 5 Mk.

Hartig R., Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten für Botaniker, Forstleute, Landwirthe und Gärtner. Mit 280 Textabbildungen und einer Tafel in Farbendruck. Dritte völlig neu bearbeitete Auflage des Lehrbuches der Baumkrankheiten. Berlin, Verlag von Julius Springer.

Heering W., Ueber die Assimilationsorgane der Gattung Baccharis. S.-A. aus Engler's botan. Jahrb. 28 Bd. Heft 1. 1899.

Holmboe, Strandplanter i det nidre af Norge. S.-A. aus „Naturen“ 23. Bd. Bergen 1899.

— — En fjeldform af Capsella Bursa pastoris. S.-A. aus Bot. Notiser. 1899.

— — Undersögelser over norske Ferskranddiatoméer I. Abt. Cammermeyers Forlag.

Kamerling, Adventiefoogen by Suikerriet; Kiemproeven met Bibits Overgedrukt uit het Archief voor de Java-Suikerindustrie. 1900.

Knapp, The present status of rice culture in the United States. U. S. Department of Agriculture; Division of botany, bulletin Nr. 21.

Kohl F. G., Die paratonischen Wachsthumskrümmungen der Gelenkpflanzen. S.-A. aus Bot. Ztg. 1900 Heft I.

Kraus G., Nord und Süd im Jahresring. S.-A. aus d. Festschrift d. physik.-med. Gesellschaft, Würzburg 1899.

Lloyd Francis E., Two hitherto confused species of Lycopodium. Repr. from the Bulletin of the Torrey botanical Club Novbr. 1899.

Loew, Die Kleistogamie und das blüthenbiologische Verhalten von Stellaria pallida Piré S.-A. aus d. Abhandl. d. bot Ver. d. Prov Brandenburg XLI. 1899.

Lotsy J., Contributions to the life history of the genus Gnetum. Extrait des annales du jardin botanique de Buitenzorg 2e série Vol I pag. 46—114. 1899.

— — Balanophora globosa Imagh. Extrait des Annales du jardin bot. de Buitenzorg 2e série Vol. I pag. 174—186.

Makino T., Phanerogamae et Pteridophytae Japonicae iconibus illustratae. Vol. I Nr. 5, 7.

Massinnara J. and **Miyoshi** M., Cryptogamae japonicae iconibus illustratae. Vol. I Nr. 5, 7.

Mededeelingen uit 'slands plantentuin. XXXIV. Onderzoek over Bacterien by de Fermentatie der Tabak door Dr. J. H. **Vernhout**. XXXV. Physiologisch Proeven genomen met Cinchona succirubra, 1te stuk waar wordt het Alcaloïd gevormd? Door P. **Lotsy**. Batavia 1899.

Minnesota botanical studies II. series part III.

Moeller H., Die Rhabarberdroge von Rheum Franzenbachii. S.-A. aus Ber. d. Deutschen pharmac. Ges. 1899.

Müller O., Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariaceen. II. Centrifugales Dickenwachsthum und extramembranöses Plasma. S.-A. aus Ber. d. Deutschen bot. Ges. Jahrg. 1899 Bd. XVII Heft 18.

Nawaschin S., Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von Plasmodiophora Brassicae Woron. im Laufe ihres intracellularen Lebens. S.-A. aus Flora 1899.

Noll F., Ueber die Körperform als Ursache von formativen und Orientirungsreizen. S.-A. aus d. Sitz.-Ber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn 1900.

Offner J., Capitule d'Inula glandulosa Willd. à prolifération latérale. Extr. du Journal de botanique t. XIII Nr. 7. 1899.

Payot V., Énumeration des Lichens des rochers des Grands-Mulets. Genève 1899. Extr. du bulletin des travaux de la société bot. de Genève IX.

Pospichal E., Flora des österreichischen Küstenlandes II, 2. Leipzig u. Wien, Verlag von F. Deuticke. 1899.

Raciborski M., Die Farne von Tegal. S.-A. aus Nat. Tijdskr. voor Ned. Indie DCLIX.

Reinke J., Die Entwickelung der Naturwissenschaften, insbesondere der Biologie im 19. Jahrhundert. Rede. Kiel 1900. Univ.-Buchhandl.

Smith E., Wilt disease of Cotton, watermelon and Cowpea (Neocosmopora nov. genus). U. S. department of agriculture division of vegetable physiology and pathology Bulletin Nr. 17. Washington 1899.

Solms-Laubach H., Graf zu, Ueber das Genus Pleuromeia. S.-A. aus Bot. Ztg. 1899 Heft XII.

Schwendener S., Die Schumann'schen Einwände gegen meine Theorie der Blattstellungen. S.-A. aus Sitz.-Ber. d. kgl. Preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin 7 Dec. 1899.

Schroeter C., Fragenschema für Beobachtungen über pflanzengeographische und wirthschaftliche Verhältnisse in den Alpen. Zürich 1899.

— — Prof. Dr. Chr. Brügger. Nachruf. Chur 1899.

— — Contribution à l'étude des variétés de Trapa natans L. Archives des sciences phys. et nat. Genf 1899.

Stevens F. L., The compound Oosphere of Albugo Bliti. Mit 5 Taf. S.-A. aus Botanical gazette Vol. XXVIII Nr. 3 u. 4 1899.

de Vries H., Alimentation et sélection. Extrait du cinquantenaire de la société de Biologie.

— — Sur la fécondation de l'albumen. Comptes rendus de l'Acad. des sciences 4. dec. 1899.

Vidal L., Sur le placenta des Primulacées. Extr. du Journal de botanique t. XIII 1899 Nr. 5.

Wager H., The sexuality of fungi. S.-A. aus Annals of botany Vol. XIII Nr. LII Dec. 1899.

Woenig Fr., Die Pusstenflora der grossen ungarischen Tiefebene. Leipzig 1899. Verl. v. C Meyer's geogr. Institut.

Warburg O., Monsunia, Beiträge zur Kenntniss der Vegetation des süd- und ostasiatischen Monsungebietes. Bd. I mit 11 Tafeln. Leipzig, Verlag von W. Engelmann. Preis 40 Mk.

Westermaier M., Zur Kenntniss der Pneumatophoren. Bot. Untersuchungen im Anschluss an ein Tropenreise. 1. Heft.

— — Zur Entwickelung und Struktur einiger Pteridophyten aus Java. Ibid. 2. Heft.

Wiesner, Ueber die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. S.-A. aus Biol. Centralbl. Bd. XIX. 1899.

Zacharias E., Ueber die Cyanophyceen. S.-A. aus Bd. XVI der „Abhandlungen aus dem Gebiete der Naturwissenschaften", herausgeg. vom naturwissensch. Verein, Hamburg 1900.

2.
6.
a
c
7.
b
d
e
4.
3.
1.
5.
10.
11.
a
a
8.
a
b
c
b
12
14
c
9.
13.

Zu W. Arnoldi delin.

W. A. Meyn [illegible] lith.

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.

Tine Tammes del.

W.A.Meyn Lith. Inst. Berlin S.42.

Wir suchen zu kaufen gegen höchst mögliche Baarzahlung

Flora, Jahrgang 1873—1895.

Williams & Norgate,
14, Henrietta Street, Covent Garden, **London** W.C.

Mit etwa 165 Illustrationstafeln und 100 Textbeilagen.

= Soeben erscheint in vollständiger Neubearbeitung: =

MEYERS KLEINES KONVERSATIONS-LEXIKON

Sechste, neubearbeitete und vermehrte Auflage.

80 Lieferungen zu je 30 Pfennig (18 Kreuzer, 40 Cts.), oder 3 Bände in Halbleder gebunden zu je 10 M. (6 Fl. ö. W., 13,50 Frcs.)

Die erste Lieferung zur Ansicht, Prospekte gratis.

26 Farbendrucktafeln u. 56 Kartenbeil.

2700 Seiten Text, über 80,000 Artikel.

Verlag des Bibliographischen Instituts in Leipzig und Wien.

N. G. ELWERT'sche Verlagsbuchhandlung, Marburg.

In unserem Verlage erschien:

Physiologische Notizen.

Von

Julius Sachs.

Als Sonderabdruck aus der Zeitschrift „Flora“ 1892—1896
herausgegeben und bevorwortet von
K. Goebel.
Mit Bild von Julius Sachs.
gr. 8. 187 S. Mk. 4.50.

Julius Sachs.

Von

K. Goebel.

Sonderabdruck aus der Zeitschrift „Flora“.
8. 32 S. Mk. —.80.
Mit Bild von Julius Sachs.

Druck von Val. Höfling, München, Lämmerstr. 1.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

87. BAND. — JAHRGANG 1900.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL

Professor der Botanik in München.

Heft III mit 5 Tafeln.

Erschienen am 30. Juni 1900.

Inhalt: G. KARSTEN, Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeïs, Surirella und Cymatopleura . . . . Seite 253—283
N. W. P. RAUWENHOFF, Zur Abwehr . . . . „ 284—287
F. H. BILLINGS, Ueber Stärke *corrodirende* Pilze *und* ihre Beziehung zu Amylotrogus Roze . . . . „ 288—298
K. GIESENHAGEN, Das neue botanische Institut im Garten zu Peradeniya auf Ceylon . . . . „ 299—306
LITTERATUR: H. Klebahn, Culturversuche mit Rostpilzen. — Meddelanden från Stockholms Högskolas botaniska institut. — Prof. Dr. C. Schroeter, Taschenflora des Alpenwanderers. — Hans Winkler, Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma . . . . „ 307—309
EINGEGANGENE LITTERATUR . . . . „ 310—312

MARBURG.
N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.
1900.

Bemerkung.

Das Honorar beträgt 20 Mk. pro Druckbogen, für die Litteraturbesprechungen 30 Mk. Die Mitarbeiter erhalten 30 Sonderabdrücke kostenfrei. Wird eine grössere Anzahl gewünscht, so werden für Druck und Papier berechnet:

Für	10	Exemplare pro Druckbogen Mk.	1.20;	pro einfarb. einfache Tafel Mk.	—.30
„	20	„ „ „ „	2.50	„ „ „ „ „	—.60
„	30	„ „ „ „	3.80	„ „ „ „	—.90
„	40	„ „ „ „	5.—	„ „ „ „ „	1.20
„	50	„ „ „ „	6.50	„ „ „ „ „	1.50
„	60	„ „ „ „	8.—	„ „ „ „ „	2.—
„	70	„ „ „ „	9.20	„ „ „ „ „	2.50
„	80	„ „ „ „	10.50	„ „ „ „ „	3.—
„	90	„ „ „ „	12.—	„ „ „ „ „	4.—
„	100	„ „ „ „	15.—	„ „ „ „ „	5.—

Dissertationen, Abhandlungen systematischen Inhalts, sowie solche, von welchen über 100 Sonderabdrücke hergestellt werden, werden nicht honorirt; für solche, die umfangreicher als 4 Bogen sind, werden nur 4 Bogen honorirt; die Kosten für Abbildungen und Tafeln hat bei Dissertationen der Verfasser zu tragen. Da bei diesen von der Verlagshandlung nur die Herstellungskosten berechnet werden, so muss dieselbe Baarzahlung nach Empfang zur Voraussetzung machen. Bei fremdsprachlichen Manuskripten hat der Verfasser die Kosten der Uebersetzung zu tragen. Die Zahlung der Honorare erfolgt nach Abschluss eines Bandes. Der Bezugspreis eines Bandes beträgt 20 Mark. Jedes Jahr erscheint ein Band im Umfang von mindestens 30 Druckbogen; nach Bedürfniss schliessen sich an die Jahrgänge Ergänzungsbände an, welche besonders berechnet werden.

Manuskripte und Litteratur für die „Flora“ sind an den Herausgeber Herrn Prof. Dr. Goebel in **München**, Nymphenburgerstr. 50/III zu senden, Korrekturen an die Druckerei von Valentin Höfling, München, Lämmerstrasse 1. Alle geschäftlichen Anfragen etc. sind zu richten an die unterzeichnete Verlagshandlung.

N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung
Marburg (Hessen-Nassau).

Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeïs, Surirella und Cymatopleura.

Von

G. Karsten.

Hierzu Tafel VIII, IX, X.

Um die früher mitgetheilten Auxosporenbeobachtungen [1] zu vervollständigen, suchte ich Süsswasserdiatomeen in Cultur zu halten, welche den noch nicht von mir beobachteten Typus III [2] der Auxosporenbildung, d. h. die Vereinigung von zwei Mutterzellen zu einer Auxospore, aufzuweisen versprachen. Der einzige günstige Standort in der Nähe von Bonn ist, soweit ich bisher zu berichten vermag, die Siegmündung mit ihren verschiedenen todten Armen, welche von Fabrikabwässern und dergleichen ziemlich frei bleiben. Von hier mitgebrachte Bodenproben enthielten von den gewünschten Formen: Cocconeïs placentula Ehr., Cymatopleura solea W. Sm., Cymatopleura elliptica W. Sm. und Surirella saxonica Auersw.

Von diesen Arten entsprach zunächst nur Cocconeïs placentula meinen Erwartungen.

I. Cocconeïs placentula Ehr.

Die ruhende Zelle besitzt eine elliptische flachgedrückte Form (Fig. 1 Taf. VIII). Die dem Substrat aufliegende „untere“ Schale führt eine Raphe, mittelst der die Zelle sich fortzubewegen im Stande ist, die andere, „obere“ Schale zeigt lediglich eine Pseudoraphe; ein Zwischenband mit Randseptum ist eingeschoben. Die Zeichnung der Oberschale ist in Fig. 5*o* und 8*o* Taf. VIII wiedergegeben,. in allen übrigen Figuren sind nur die Unterschalen mit Raphe und Randsepten des Zwischenbandes ausgeführt, um die Uebersicht nicht zu erschweren.

Der völlig durchsichtige Plasmaleib zeigt als am meisten ins Auge fallende Theile ein flächenförmig ausgebreitetes Chromatophor mit meist nur einem mehr oder weniger tief eindringenden Einschnitt und gewellten, ein wenig umgeschlagenen Rändern, und den annähernd die Zellmitte einnehmenden Zellkern mit deutlichem Nucleolus.

---

[1] G. Karsten, Untersuchungen über Diatomeen I—III, Flora 1896—97, und G. Karsten, Diatomeen der Kieler Bucht. Wissensch. Meeresuntersuchungen IV, Heft 2. Kiel 1899.

[2] cf. Diatomeen der Kieler Bucht l. c. 171.

Die Auxosporenbildung in der im Juli angesetzten Cultur trat im November und December auf den dicht mit Cocconeïs-Individuen besetzten Theilen der Objectträger[1]) ein und griff wie durch Ansteckung um sich, indem von der zunächst Auxosporen aufweisenden Stelle aus immer weitere Umkreise zu ihrer Entwickelung angeregt wurden. Diese Erscheinung war mir schon bei sonstigen Beobachtungen aufgefallen, trat aber hier besonders deutlich hervor. Die Grösse der copulirenden Zellen war sehr gleichmässig 18—19 : 12—13 μ.

Wenn ich die Resultate der Lebendbeobachtung und der Untersuchung gefärbten Materials (Fixirung mit verdünnter Pikrinosmiumessigsäureplatinchloridmischung, Färbung mit Eosin und Hämalaun) zusammenfassend wiedergebe, so würde der Vorgang folgendermaassen verlaufen: Zwei einander mit beliebigen Stellen ihrer Schalenränder fast oder völlig berührende Zellen zeigen eine bevorstehende Copulation durch eine geringe, aber deutlich bemerkbare Contraction des Plasmaleibes an (Fig. 2 Taf. VIII). Es finden sich dann stets zwei Kerne ungleicher Grösse in diesen Zellen vor; nur der „Grosskern“ führt einen Nucleolus. Die Kerntheilung muss bereits einige Zeit vorher vollendet sein, da es mir nicht gelang, Theilungsstadien noch anzutreffen, und auch die Grössendifferenz sonst nicht so bedeutend sein könnte.

Während dieser Zusammenziehung umgibt sich jeder der beiden Plasmakörper mit einer sehr dünnen, zunächst nicht über die Schalen hinaustretenden Gallerthülle, die mit Hämalaun tief blau gefärbt wird. Darauf beginnt an der Berührungsstelle der beiden Zellen, resp. an den einander nächst gelegenen Orten, ein geringfügiges Auseinanderweichen der beiden Schalen, der Gallertmantel greift hier ein wenig über die Grenzlinie der Schalen hinaus.

Von diesem Zeitpunkte ab hört die gleichartige Weiterentwickelung der beiden Zellen auf; eine Zelle, wir können sie als männliche bezeichnen, gibt ihren gesammten Inhalt an die andere, die weibliche, ab. An der männlichen Zelle wird aus den von einander gehobenen Schalen eine Gallertpapille vorgestreckt, welche gerade auf die Oeffnungsstelle der weiblichen Zelle hinwächst. Die Gallerthüllen treten in Verbindung. Dann gleitet, von der dünnen Gallertschicht allseitig umhüllt, in ununterbrochenem Strome das gesammte Plasma der männlichen Zelle langsam in die weibliche hinüber. Die Kerne werden dabei zu lang ausgezogenen, spindelförmigen Körpern von geringem Querdurchmesser, das Chromatophor legt sich in vielfache Falten, um durch die enge Verbindungspforte hindurch schlüpfen zu können (Fig. 3 Taf. VIII). Endlich ist der ganze Inhalt in die weibliche Zelle übergetreten, nur die Gallerthülle bleibt in den leeren Schalen der männlichen Zelle zurück, so dass sie in gefärbten Präparaten tiefblau erscheinen.

---

[1]) Ueber die Objectträgerculturen cf. Diatomeen der Kieler Bucht, l. c. 20, und Flora 1896.

Die trotz ihres verdoppelten Inhaltes bisher im Umfange unveränderte weibliche Zelle (Fig. 5 Taf. VIII) erfährt jetzt eine plötzliche, allseitige Dehnung, so dass sie auf ihrer unteren Schale liegend die obere auf dem Rücken weit emporträgt (Fig. 6 Taf. VIII). Dieses Wachsthum geht aufserordentlich schnell vorüber, sehr bald ist die definitive Grösse von 40—41 : 28—33 μ erreicht und gleichzeitig ist die Aussenhaut bereits verkieselt und gibt den Einwirkungen plasmolytisch wirkender Agentien nicht mehr nach; nur der plasmatische Inhalt schrumpft unter ihrer Einwirkung zusammen.

Die Auxosporenhaut (das Perizonium) zeigt keinerlei Zeichnung, sondern ist völlig glatt (Fig. 7 Taf. VIII); ihre Form ist bereits mehr oder weniger plattgedrückt, entsprechend derjenigen der Cocconeïszellen. Soweit meine Beobachtungen reichen, wird stets die obere, nur mit Pseudoraphe versehene Schale zuerst in der Auxospore ausgeschieden, dann erst die Unterschale. Eine Zusammenziehung des Plasmaleibes konnte ich hier niemals finden, vielmehr schien ähnlich wie bei Synedra und Melosira nummuloïdes die Auxosporenhaut den Schalen direct anzuliegen, und sie bleibt vielleicht auf den Primärschalen dauernd erhalten, wie es ja für Melosira nummuloïdes höchst wahrscheinlich auch der Fall ist.[1])

Mit beginnender Ausdehnung des Copulationsproduktes lässt sich der Plasmaleib in seinen Bestandtheilen wieder genau erkennen. Die zwei Chromatophoren bleiben einige Zeit deutlich: früher oder später aber ist nur ein einziges noch vorhanden. Von den vier Kernen sind meist schon zur Zeit der Copulation nur die Grosskerne nachweisbar, die Kleinkerne gehen regelmässig zu Grunde. Die beiden Grosskerne, jeder mit deutlichem Nucleolus ausgerüstet, liegen nahe bei einander in der Mitte der jungen Zelle; sie beginnen langsam mit einander zu verschmelzen und zur Zeit der vollendeten Schalenbildung und nach Reduction der zwei Chromatophoren auf die normale Einzahl ist die Vereinigung der Kerne vollendet (Fig. 8 Taf. VIII).

Die Auxosporenbildung von Cocconeïsarten ist schon häufiger beobachtet worden, zuerst von Carter[1]), dann von W. Smith[2]), endlich von Lüders[3]) und von Pfitzer.[4]) Smith nahm die Entstehung aus einer Mutterzelle an, er hat vermuthlich die eine stets unter der Auxospore liegende „Unterschale“ übersehen. Die drei übrigen Beobachter stimmen darin mit mir überein, dass zwei Mutterzellen durch Vereinigung ihrer Plasmakörper eine Auxospore geben. Man findet die sehr guten und bezeichnenden Figuren von Lüders in Diatomeen der Kieler Bucht l. c. 93 Fig. 114 wiedergegeben.

---

[1]) cf. Unters. über Diatomeen, III, 215

Die merkwürdige Angabe von Carter, dass die Auxospore in zwei Erstlingszellen zerfalle, welche nebeneinander auf dem Substrat liegen sollen, erklärt sich aller Wahrscheinlichkeit nach dadurch, dass der Beobachter den ersten Theilungsschritt der neugebildeten Cocconeïszelle innerhalb der Auxospore und das Auseinanderweichen der beiden Tochterzellen gesehen hat. Auch scheinen mir seine Fig. 7—10 die Gürtelseiten wiederzugeben, wie diese Erklärung es voraussetzen muss. Jedenfalls ist es mir nicht möglich, eine andere Deutung zu finden, da ich an den in ihrer Lage auf den Objectträgern haftenden Auxosporen die Anlage der Schalen innerhalb des Perizonium parallel der Glasfläche verfolgen konnte.

2. Surirella saxonica Auersw.

Im November 1899 eingeholter Schlamm von den vorher genannten Orten der Siegmündung zeigte im geheizten Zimmer bald eine reiche Entwickelung von Surirella saxonica. Die Art steht der Surirella splendida Kütz. = nobilis W. Sm. nahe, unterscheidet sich gleich ihr von der elliptischen S. biseriata De Bréb. durch ovale Form der Schalenseite und ist durch einen beinahe rechteckigen Umriss der Gürtelseiten charakterisirt[5]).

---

1) Ann. and Mag. of nat. History. XVII. Pl. I. fig. 1—12. 1856.

2) W. Smith, Synopsis of British Diatoms. II. pag. XII B. 32.

3) Joh. E. Lüders, Beobachtungen über die Organisation, Theilung und Copulation der Diatomeen. Bot. Ztg. 1862. 59.

4) E. Pfitzer, Bau und Entwickelung der Bacillariaceen, 1871, pag. 87.

5) Surirella saxonica Auersw. findet man erwähnt in F. Cohn, Kryptogamenflora von Schlesien 1878, II, 201. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird die Art mit S. splendida Ktzg., deren gerade durch Auxosporenbildung vergrösserte Individuen von W. Smith als S. nobilis hervorgehoben wurden, zu vereinigen sein, da das mehr oder weniger weite Ausgreifen der Flügel an dem verschmälerten Schalenende kaum zur Kennzeichnung genügt. A. Grunow (Oesterr. Diatomeen I, 1862, Verh. der k. k zool. botan. Ges. XII, 448) nennt die Form nicht. Ich habe hier den Namen S. saxonica hauptsächlich aus dem Grunde gewählt, weil meine Individuen mit so bezeichneten Schalenpräparaten von Möller-Wedel vortrefflich übereinstimmten.

Die beiden Chromatophoren liegen den Schalenseiten an und sind durch einen sehr schmalen Streifen, welcher dicht unter dem genau den Mittelpunkt der Zelle einnehmenden Kern von Schale zu Schale hinüberreicht, der Regel nach verbunden. Ihre Form ist stets die eines schiefgestellten, vierarmigen Kreuzes (Fig. 27 Taf. X.) Die Arme sind von ungleicher Länge und am Rande sehr reich zertheilt. Jeder Zipfel führt ein oder einige nur in gefärbtem Material gut kenntliche Pyrenoide. Im normalen Zustand der Zelle sind feinste Zipfelchen der Chromatophoren in jedes einzelne Kanälchen vorgestreckt, welche die auf jedem der vier Flügel verlaufende Kanalraphe mit dem Zellraum verbinden. Die Zellgrösse schwankte in den zahlreichen von mir gemessenen Fällen zwischen 136—284 : 42,5—52 μ. Die Verschiedenheiten des grösseren Durchmessers der Schale übertreffen demnach die des kleineren sehr erheblich; eine auch sonst schon beobachtete Thatsache [1]).

Die erste Andeutung der Auxosporenbildung besteht darin, dass sich zwei Zellen in bestimmter Weise mit einander verbinden. Sie kehren sich die spitzen Schalenenden zu, scheiden an den Berührungsflächen eine gallertige Masse aus und haften nun fest aneinander; sie bewegen sich gemeinsam und sind kaum ohne Verletzung der gebrechlichen Schalen zu trennen. Die Zellen können so nebeneinander liegen, dass beide gleichnamige Seiten dem Beschauer zukehren (Fig. 9 Taf. VIII), oder es kann eine beliebige andere Lage statthaben; der Zusammenhang ist in allen Fällen gleich fest. Nicht ganz selten sah ich drei solcher Zellen zusammengelagert, statt der regelmässigen Zweizahl [2]).

Für die Gallertabscheidung verantwortlich mache ich Gallertporen, welche in Einzahl an jeder Schale dort auftreten, wo am schmäleren Schalenende die beiden Flügel aneinander stossen. Da die Schalenoberfläche an dieser Stelle gegen das Gürtelband hin ziemlich stark gekrümmt ist, lässt sich eine Oberflächenansicht nicht ohne weiteres erhalten; auch an leeren, gut präparirten Schalen [1]), ist ein klarer Einblick schwer zu gewinnen. Am besten gelingt es an ziemlich stark mit Hämalaun, eventuell auch mit Bismarckbraun, gefärbten Zellen die Poren zur Anschauung zu bringen, da sich die Zellwand dann scharf vom dunkel gefärbten Inhalte abhebt. In dieser Weise ist die Fig. 10 Taf. VIII, gewonnen, welche einen ganz kurzen Fortsatz *p* an der betreffenden Stelle zeigt, der durch einen sehr feinen Porus durchsetzt wird. Am breiteren Schalenende fehlt eine solche Durchbrechung.

---

[1]) cf. P. Miquel, Recherches expérimentales sur la physiologie, la morphologie et la pathologie des Diatomées. Suite; citirt nach Just's Botan. Jahresber. 1893.

[2]) Als Material mag hier eine Anzahl von Messungen mitgetheilt sein, welche über die Grösse der zur Auxosporenbildung zusammentretenden Individuen Auskunft geben. Bei den in Gürtellage gemessenen Zellen ist nur die Schalenlänge angegeben: 170:45 und 200 μ; 136 und 160 μ; 162:50, 151 und 171 μ; 158:42 und 175 μ; 172 und 182:46 μ, 146 und 162:48 μ; 174 und 173 μ; 170 und 164 μ; 166 und 174 μ; 171 und 160 μ; 144 und 180 μ; 178 und 150 μ; 184 und 178 μ; ausserdem einige Messungen der leeren Schalen und der zugehörigen Auxospore: 180 und 172 μ, Auxospore 278 μ; 175 und 164 μ, Auxospore 274 μ; 176 und 148 μ, Auxospore 270 μ; 152 und 164 μ, Auxospore 230 μ.

Dieser feste Zusammenhang der zur Auxosporenbildung vereinigten Zellen, der trotzdem dem Paare eine gewisse Beweglichkeit gestattet [2]), ist für solche auf veränderlichem Schlammboden lebende Formen von grosser Wichtigkeit. Es würde sich verlohnen, andere, den gleichen Lebensbedingungen unterworfene Arten daraufhin zu untersuchen. Ausser der verwandten und ähnlich gebauten Cymatopleura fand ich auch bei Nitzschia sigmoïdea eine bei dem erheblich abweichenden Bau wesentlich verschiedene Einrichtung, die Verbindung der beiden zur Auxosporenbildung bestimmten Zellen aufrecht zu erhalten, ohne ihre Beweglichkeit zu mindern.

Ist die äussere Verbindung so weit hergestellt, so beginnen die beiden Surirellazellen auf einander einzuwirken und Vorbereitungen zur Vereinigung ihrer Plasmakörper zu treffen. Dies findet in erster Linie in Veränderungen des Zellkernes Ausdruck und lässt sich bei seiner nicht ganz unbeträchtlichen Grösse (ca. 20 μ Durchmesser) hier besser verfolgen, als es mir bisher bei anderen Formen möglich gewesen war.

In der ruhenden Zelle von Surirella saxonica liegt der Kern fast genau im Mittelpunkt in ein mehr oder weniger breites Plasmaband eingebettet, das den Zellraum in zwei grosse Vacuolen zertheilt. Dicht unterhalb [1]) dieses Plasmabandes, oder an seinem Rande selbst, befindet sich der Verbindungsstreif der beiden Chromatophoren (Fig. 11 *chr*). Meist füllt der Kern das mittlere Plasmaband vollkommen aus und schmiegt ihm sogar oft seine Form so weit an, dass er, in der Mitte eingeschnürt, einen biscuitförmigen Umriss erhält. Zahlreiche Nucleolen von sehr verschiedener Grösse sind im durchweg körnig erscheinenden Kernplasma unregelmässig vertheilt. Eine reihenweise Verbindung von Körnchen am oberen [1]) Rande des Kernes lenkt den Blick wohl hin und wieder auf ein winziges Pünktchen in der Mitte der Einbuchtung, gegen das die Linien sich richten. Es war mir nicht möglich zu entscheiden, ob dieses Pünktchen ausserhalb oder innerhalb des Kernes liegt, so genau fällt seine Lage mit der Kernmembran zusammen. In anderen Fällen war von einer derartigen Strahlung nichts zu sehen und in Folge dessen war auch ein vor allen anderen ausgezeichnetes Pünktchen nicht nachweisbar.

---

[1]) Herrn Prof. **Reinke** bin ich für die gütige Erlaubniss, die dem Kieler botan. Institut gehörenden Schalenpräparate von Surirella und Cymatopleura zu untersuchen und für ihre freundliche Zusendung zu vielem Danke verpflichtet.

[2]) Die erhebliche Zellgrösse und die lange erhalten bleibende Bewegung der Copulanten vereitelte die Versuche, die Auxosporenbildung nach der bisher angewandten Methode direct auf den Culturobjectträgern zu verfolgen. Es war hier nothwendig, mit einer Pipette Bodenproben aus den Culturen zu schöpfen und auf die verschiedenen Entwickelungszustände der Auxosporen zu durchsuchen. Fixirung und Färbung geschah dann wie vorher bei Cocconeïs, doch machte die unumgängliche stete Controllirung der winzigen Objecte mittels Mikroskop oder Lupe die ganze Bearbeitung ausserordentlich mühsam und zeitraubend.

Sobald nun die oben geschilderte Verbindung zweier Surirellazellen eingetreten ist, findet eine Vermehrung der medianen Plasmamasse statt. In ihr zeigen sich die charakteristischen Doppelstäbchen[2]), deren Häufung gerade in den von den Seiten zuströmenden Theilen auffällt (Fig. 12 Taf. VIII). Der Kern hat in der vergrösserten Plasmaansammlung die nierenförmige Gestalt angenommen, welche Lauterborn[3]) als charakteristisch für ruhende Kerne von Surirella calcarata und biseriata angibt. Die Kernstruktur ist noch wenig verändert; nur vereinzelt wird der Beginn einer fädigen Ordnung der Körnchen bemerkbar. Das vorher an der Kerngrenze liegende Pünktchen ist vielleicht wiederzuerkennen in dem Körperchen, welches in der tiefen Einbuchtung von einer deutlichen Strahlung umgeben sichtbar ist; dieses entspricht vollkommen dem von Lauterborn[4]) beschriebenen Centrosom.

---

1) Die Bezeichnungen oben und unten sind im Folgenden stets so angewandt, dass das obere Zellende dem breiteren entspricht Die Orientierung aller Figuren von Surirella ist auf den Tafeln demgemäss getroffen und zwar auch dort, wo lediglich Kern und Plasma gezeichnet sind. Die Zeichnungen sind ausserdem sämmtlich von den Gürtelseiten aus gewonnen, wenn nicht ausdrücklich anderes bemerkt ist, da ja die Schalenseiten durch die Chromatophoren bedeckt werden und einen Einblick in die Zelle nicht so gut gestatten.

2) R. Lauterborn, Unters. über Bau, Kerntheilung und Bewegung der Diatomeen (Leipzig, W. Engelmann, 1896) pag. 22.

3) l. c. pag. 46 und 50.

4) l. c. pag. 54 ff.

Indessen geht die Formänderung des Kernes weiter. Der nierenförmige Umriss wird weniger ausgeprägt, die fädige Struktur im Innern nimmt zu, Zahl und Umfang der Nucleolen dagegen ab. Auch die Lage des Kernes beginnt sich zu ändern, er hat in Fig. 13 Taf. VIII eine Drehung um 45° ausgeführt, während die Plasmaansammlung durch weiteren Zustrom mehr und mehr heranwächst.

Das Centrosom liegt noch in der abgeflachten Kernbucht, seine Strahlen gehen einerseits überall bis an die Kernmembran, andererseits weit ins Plasma hinein, welches im Bereich der Strahlung erheblich durchsichtiger, ärmer an Mikrosomen und Doppelstäbchen erscheint, welch letztere sonst in grosser Zahl vorhanden sind. In beiden vereinigten Zellen geht diese Veränderung ziemlich gleichmässig vorwärts.

Früher oder später wird in der mehr und mehr anwachsenden centralen Plasmamasse eine völlige Abrundung des Kernes erreicht, seine Struktur ist gleichzeitig in eine sehr feinfadenförmige umgewandelt worden unter völligem Verbrauch der Körnchen und der Mehrzahl der Nucleolen, von denen meist ein einziger von mittlerer Grösse erhalten geblieben ist (Fig. 14 Taf. VIII, dichtes Knäuelstadium). Ausserdem finde ich aber auch im Plasma verschiedene Aenderungen. Die Doppelstäbchen sind verschwunden, während sie nach den Zeichnungen Lauterborn's bis nach Vollendung der Kerntheilung anwesend sein sollen. Statt ihrer ist eine mächtige Strahlung im ganzen Plasmabande vorhanden, welche von dem dem oberen Rande des Plasmabandes etwas mehr als dem oberen Kernrande genäherten Centrosom ausgeht, die gesammte zugewandte Kernoberfläche beherrscht und das Plasma an sich zieht, so dass die bisher stets von ihm bedeckte untere Kernoberfläche völlig entblösst wird (Fig. 14).

Auch im äusseren Ansehen der Zellen treten jetzt Veränderungen hervor. Die Chromatophoren, welche so lange noch ihre Lage in allen Einzelheiten beibehalten hatten, beginnen die feinen, in die Flügelkanäle ausgestreckten Zipfelchen einzuziehen und auch von den Gürtelseiten mehr und mehr zurückzuweichen; eine gelinde Contraction der ganzen Chromatophorenplatten scheint stattzufinden.

Gleichzeitig damit wird die bisher nur vorbereitete Lagenveränderung des Kernes weiter gefördert. Die dafür Zeugniss gebenden Präparate liessen erkennen, dass der Vorgang im Einzelnen sehr verschieden verlaufen kann. Bald drückt der Kern sich dicht an eine Schale und wandert an ihr entlang nach oben in die grösste Breite der Gürtelseite, bald bleibt er in der Mittellinie; immer aber ist eine innige Verbindung mit dem Centrosom festzustellen, welches seine Strahlen der ganzen Kernoberfläche anheftet, soweit sie ihm zugekehrt ist, welches andererseits mit ihnen an weiter oben gelegenen Punkten ansetzt, als ob eine Zugwirkung auf den Kern ausgeübt werden sollte. Sehr deutlich kommt dieser Zustand in Fig. 15 und 16 Taf. IX zum Ausdruck. Man sieht, dass die Strahlung nur nach den Seiten kräftig entwickelt wird, wo entweder — um im Bilde zu bleiben — das Object, d. h. der Kern, oder aber die Stützpunkte zu finden sind, während sonst nur ganz kurze, im Zellraum verlaufende Strahllinien auftreten.

Die Struktur des Kernes zeigt eine Auflockerung des in Fig. 14 Taf. VIII in unentwirrbarem Zuge gebildeten Kernfadens (lockeres Knäuelstadium), seine Verdickung, die jedoch nicht überall gleichmässig erfolgt, so dass knotenförmige Anschwellungen mit dünneren Stellen abwechseln, und endlich den Beginn des Zerfalls in kürzere Stücke. Dann muss die Bewegung des Kerns sehr rasch von statten gehen, denn alle Präparate zeigen ihn von nun an dicht an der oberen Zellgrenze angelangt. Bisweilen glaubt man dabei den Anschein einer auf den Kern ausgeübten Zugwirkung auch an seiner eigenen Gestalt wahrzunehmen, da Bilder, wie die von Lauterborn gegebene Fig. 115 Taf. VII durchaus nicht selten sind (abgesehen von der l. c. vorhandenen Zentralspindelanlage). Andererseits kann jedoch auch nicht verkannt werden, dass die Nothwendigkeit, eine solche Zugwirkung anzunehmen, durch andere — vielleicht weniger zahlreiche — Präparate wieder beseitigt wird. Denn es finden sich darunter Zustände, welche den Kern weiter in der Zelle nach oben gewandert als das Centrosom zeigen. So ist z. B. in der später zu besprechenden Fig. 18 Taf. IX das Centrosom sicherlich dauernd unter dem dicht an der oberen Zellgrenze sichtbaren Kerne geblieben. Es scheinen mir auch so grob mechanische Vorstellungen über die Bewegungen der plasmatischen Gebilde innerhalb ihrer Zelle um so weniger angebracht, als die Bewegungsfähigkeit ja ganz allgemein zu den Eigenschaften des gesammten Plasma gehört.

Hat der Kern im oberen Zellende sein Ziel erreicht, so ist er nur noch von sehr geringer Plasmamenge umgeben, die nach allen Seiten hin feine Stränge durch den Zellraum aussendet (Fig. 17 u. 18 Taf. IX). Das Centrosom ist dem Kerne sehr genähert; es liegt in Fig. 17 dicht an der Kernmembran und führt nur schwache und geringe Strahlen; an seinem hinteren Ende aber ist ein länglicher Körper entwickelt, der sich bei genauerer Untersuchung und verschiedener Einstellung als obere Fläche eines schmalen cylindrischen Reifens zu erkennen gibt. Von den Ringöffnungen geht beiderseits eine ziemlich kräftige Strahlung aus, und das ganze Gebilde bohrt sich langsam in den Kern ein. Die breiter ringförmige Entwickelung in Fig. 18 Taf. IX lässt einen Rest des Centrosoms nicht mehr erkennen, zeigt aber deutliche Längsstreifen auf der Cylinderoberfläche und eine Zunahme der Strahlung. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass dieses merkwürdige Gebilde mit dem Centrosom in genetischem Zusammenhange steht und der von Lauterborn[1]) beschriebenen Centralspindelanlage entspricht, welche allerdings bei den vegetativen Kerntheilungen von Surirella calcarata erheblich früher auftritt und auch bei den vegetativen Theilungen unserer vorliegenden Art kräftiger entwickelt zu sein pflegt, als bei den hier zu untersuchenden, der Auxosporenbildung vorangehenden Karyokinesen.

Im übrigen Aussehen des Kernes sind gleichfalls sehr erhebliche Veränderungen zu verzeichnen. Die Chromosomen lassen sich (Fig. 17, 18) in dem völlig durchsichtigen kugelrunden Kern sehr deutlich wahrnehmen. Sie sind ganz kurz, dick, stabförmig oder zeigen doch den bevorstehenden Zerfall in ähnliche kurze Stäbe bereits an. Unter einander sind sie durch sehr feine Plasmafädchen reichlich verknüpft. Von Nucleolen ist nur in einem Präparate noch ein kleiner Rest zu bemerken. Die kurz stabförmige Gestalt der Chromosomen ist auch den vegetativen Kernen unserer Art eigen und trat z. B. in einem Fall, der die mitten zwischen den von der Kernmembran befreiten Chromosomen liegende, stark garbenförmige Centralspindel zeigte, auffällig hervor. Zu Chromosomenzählungen war die Form daher leider durchaus ungeeignet, besonders auch noch aus dem Grunde, weil grosse Verschiedenheiten in der Längenabmessung der Chromosomen dauernd vorhanden bleiben.

Die im Alter folgenden Präparate zeigen nun in kugeligen Hohlräumen rings von Plasma umgeben die fertig ausgebildete Centralspindel mit ihren ringförmig aufgereihten, zu einem unentwirrbaren und optisch undurchdringlichen Knäuel vereinigten Chromosomen im Stadium des Monaster. Die Polränder der Spindel sind stets sehr deutlich markirt; der Farbenspeicherung nach zu rechnen, bestehen sie aus einer dichteren Masse als die übrigen Theile der Spindel, sind auch ein wenig verdickt. Von der Bildung neuer Centrosomen ist aber nichts zu bemerken. Je nach der Orientirung der Spindel-

---

1) l. c. pag. 61 ff.

axe gewähren die Polöffnungen einen mehr oder weniger tiefen Einblick in die centrale Höhlung.

In der Regel bildet die Axe sowohl zur Oberfläche der Gürtel- wie der Schalenseite einen schiefen Winkel und ist daher schlecht zu beobachten, so lange die Zelle unversehrt bleibt. Die Tochterkerne weichen zunächst auf der Spindel entlang aus einander. Sie bleiben dann oft sehr nahe bei einander liegen, ebenso häufig aber trennen sie sich auf grössere Entfernung. Jedoch verharrt auch in diesem Falle stets ein Tochterkern etwa auf der Stelle der Theilung. Die Chromosomen verklumpen schnell und entziehen sich damit völlig der Beobachtung. Die Tochterkerne stellen dann formlose, oft etwas vacuolig aussehende Ringe dar, deren Hohlraum die Reste der Centralspindel birgt, welche nur in dem verdickten Rande der Pole bestehen dürften.

Sehr hübsch ist nun in Fig. 19 Taf. IX zu sehen, wie sich aus diesen Resten der alten Centralspindel in dem Hohlraume jedes der beiden hier ziemlich weit von einander entfernten Tochterringkerne eine neue Centralspindelanlage entwickelt hat, um welche die noch verklumpten Chromosomen sich alsbald zu der zweiten, unmittelbar auf die erste folgenden Theilung anordnen werden. In Fig. 20 Taf. IX ist der andere Fall in etwas weiter vorgeschrittenem Stadium dargestellt, dass nämlich die primären Tochterkerne nahe zusammen geblieben sind. Die beiden schon von den secundären Tochterringkernen umgebenen Centralspindeln stossen an einem Punkte im rechten Winkel an einander. Auch hier ist von der Formirung neuer Centrosomen an den Polen nichts zu sehen. Das Plasma bildet geschlossene Hohlkugeln um jede Theilungsfigur und lässt besonders an den Spindelpolen fädige Struktur in diesen Plasmawölbungen erkennen. Das Auseinanderweichen von derartigen vier Tochterkernen zeigt Fig. 21. Die continuirliche, von einem zum anderen Tochterkern reichende Strahlung wird in der Mitte unterbrochen, und der Spindelrest wird, wie nach dem ersten Theilungsschritte, in die Kerne eingezogen. Wir finden also jetzt vier gleiche Kerne in jeder der beiden Surirellazellen vor.

Dieser Zustand bleibt jedoch nur eine äusserst kuze Spanne Zeit erhalten. Ein Kern nach dem anderen schrumpft zusammen, meist direct nach dem Auseinandertreten der secundären Spindeln. An den Kleinkernen bleibt noch die centrale Oeffnung deutlich und beweist damit, dass es überhaupt nicht wieder zur Bildung eines normalen Kernes gekommen ist. Bisweilen zeigt sich ein Kern jeder Tochterspindel resistenter als der andere, so dass längere Zeit hindurch zwei Kerne mit einander rivalisiren. Schliesslich pflegt aber auch hier der eine zu unterliegen, und in der Regel sind drei Kleinkerne neben einem Grosskern vorhanden. Diese vier Kerne liegen meist nahe bei einander; es würde sich das ja aus der Lage der beiden Tochterspindeln leicht erklären lassen. Doch ist es nicht ganz unwichtig, darauf hinzuweisen, dass das überaus rasche Wachsthum des Grosskernes durch die in seiner nächsten Umgebung sich auflösenden Kleinkerne wesentlich unterstützt wird. Fig. 22 Taf. IX stellt eine solche zusammenliegende Gruppe der vier Kerne in diesem Entwickelungsstadium dar. Von den drei Kleinkernen *k. k.* zeigt der mittlere die centrale Oeffnung sehr deutlich, der untere beginnt zu vacuolisiren. Der Grosskern *g. k.* ist mit fester Membran umhüllt; er erscheint arm an färbbarem Inhalt, doch sind bereits drei bis vier Nucleolen neu gebildet worden. Die grösste Plasmaansammlung liegt zwischen dem oberen und mittleren Kleinkern, von hier gehen auch die Verbindungsstränge zu dem Wandbelag, Chromatophoren etc. In der Mitte des Plasmaklumpens sind drei schärfer tingirte Ringe wahrzunehmen, welche vielleicht den Centralspindelresten der desorganisirten drei Kerne entsprechen dürften. Doch ist Sicherheit für diese Vermuthung nicht zu erlangen. Am Grosskern ist von Centrosom oder dergleichen nichts zu bemerken.

Kehren wir jetzt zur Betrachtung der verbundenen Zellpaare zurück, so würde Fig. 23 Taf. IX den erreichten Stand der Entwickelung an einer Zelle wiedergeben. Der ganze Zellinhalt, in dessen oberem Theile Grosskern und Kleinkerne liegen, steht im Anfange einer Contraction, welche nur erst die Abrundung an den beiden Zellpolen gerade erkennen lässt. Die Verbindungsbrücke zwischen den stark kontrahirten Chromatophoren ist noch erhalten (cf. Fig. 23) und wird auch wohl dauernd erhalten bleiben. In Fig. 24 Taf. IX ist die Contraction des Zellinhaltes erheblich vorgerückt; auch hier sind die vier verschiedenen Kerne noch deutlich. Die Schalen heben sich jedoch bereits von einander und die Plasmamasse ist in Bewegung nach dem unteren Zellende begriffen, d. h. gegen die andere daranstossende Surirellazelle hin, welche in etwa gleichem Entwickelungsstadium sich befindet.

Eine erhebliche Vermehrung der Gallertmasse ist von dem Augenblicke der Schalenöffnung an wahrzunehmen. In dieser schützenden Hülle drängen die Plasmakörper der beiden Zellen gegen einander hin, so dass die Schalen am unteren Ende weit aus einander klaffen, am oberen sich übereinander schieben, wie die Skizze Fig. 25 Taf. IX es veranschaulichen soll.

Den Augenblick der Vereinigung habe ich nicht gesehen, doch kann ich aus den zahlreichen Zuständen kurz vorher und nachher schliessen, dass der ganze Akt hier erheblich langsamer vor sich geht als bei *irgend einer sonst in Auxosporenbildung beobachteten Form.*[1]) *In* der ersten Zeit nach der Vereinigung erkennt man noch die Verbindungsstelle der beiden Plasmakörper, dann tritt völlige Vermischung und lebhaftes Wachsthum[2]) an beiden Enden ein. Es entsteht ein spindelförmiger Körper, der mit beiden Polen in den oberen Winkel der abgeworfenen Schalenpaare eindringt und sie durch sein Wachsthum weiter aus einander drängt.

Chromatophoren und Kerne bilden in der Mitte der Auxospore lange Zeit einen dichten, unentwirrbaren Knäuel, während die nach den Polen zu liegenden Theile fast frei von geformten Plasmaorganen bleiben. Nach Erreichung der definitiven Länge wird erst auf einer Seite, von der das Plasma zurückgetreten ist, die erste Schale ausgeschieden, darnach ebenso die zweite Schale gebildet. Fig. 26 Taf. IX stellt einen Zustand dar, in welchem das Plasma sich vor Anlage der zweiten Schale von dem Perizonium zurückgezogen hat. Die Chromatophoren, die ja nach dem Vorhergesagten wahrscheinlich zellenweise in Zusammenhang geblieben sind, dürften vollständig zur Auskleidung der neuen grösseren Wandoberflächen Verwendung finden. Es ist jetzt immer nur ein Kern wahrzunehmen, dessen Entstehung aus der Vereinigung der beiden Grosskerne kaum einem Zweifel begegnen dürfte. Dass die Ueberreste der sechs Kleinkerne im Plasma der Auxospore aufgelöst sind, kann nach früheren Erfahrungen über diese Gebilde mit Sicherheit angenommen werden.

Einer besonderen Erwähnung bedarf schliesslich noch der, wie schon hervorgehoben ist, nicht ganz seltene Fall eines Zusammentretens von drei Surirellazellen. In allen drei Zellen geht die vorher verfolgte Veränderung von Struktur und Lage der Kerne vor sich. Schliesslich kommt es wohl in der Regel auf eine geringe Differenz

---

1) Aus diesem Grunde ist hier die Vereinigung der beiden Plasmakörper so viel früher richtig erkannt worden als bei den Typus II folgenden Formen, welche nur weniger Minuten zur wechselseitigen Vereinigung bedürfen.

2) Am Scheitel selbst kann die Anlagerung neuer Perizoniumtheilchen nicht stattfinden, da die Membran zunächst weich zu sein pflegt, die Spitzen aber in der Regel den Druck der durch die Gallerte noch zusammenhaltenden Mutterschalen aushalten müssen. So ist nur an ein nach beiden Enden hin gleichmässig wirkendes intercalares Wachsthum zu denken.

des Entwickelungsstadiums an, welche der drei Zellen zur Auxosporenbildung verschmelzen. Die dritte Zelle sieht man dann noch lange Zeit mit mehr oder weniger weit aus einander gedrängten Schalen der Auxospore anhaften, ohne dass ihr contrahirter Plasmakörper zunächst eine Veränderung zeigt. Schliesslich geht er aber zu Grunde. Nur in einem Falle fand ich aus solcher Gruppe von drei Zellen, deren Schalen noch deutlich erkennbar waren, zwei Auxosporen von gleicher Grösse gebildet. Den Vorgang kann ich nur so erklären, dass die Entwickelung aller drei Zellen genau gleichzeitig zu der Vereinigung innerhalb der Gallertmasse führte, und dass zugleich in einer der drei Zellen der vorher angeführte Fall eingetroffen war, der zwei längere Zeit rivalisirende Grosskerne aus den secundären Spindeln hervorgehen liess. Diese beiden Kerne hätten dann hier unter Theilung des Zellplasmas ihre Rolle bis zu Ende gespielt, so dass jede Auxospore aus 1½ Surirellazellen entstanden wäre. Die Seltenheit des Vorkommens weist schon darauf hin, dass ganz besondere Umstände dafür zusammenwirken müssen.

Anhang:

Die Chromatophorenentwickelung bei Surirella saxonica.

Bei der fortgesetzten genauen Durchsuchung der Culturen nach den verschiedenen Auxosporenzuständen konnte es mir nicht entgehen, dass die zu völliger Entwickelung gelangten vergrösserten Surirellazellen eine sehr bedeutende Theilungsgeschwindigkeit besassen, während an den älteren Exemplaren der geringeren Grösse relativ weniger Theilungen bemerkbar waren. Diese Thatsache schien mir in doppelter Hinsicht von Interesse. Einmal nämlich wurde dadurch für Surirella eine von Miquel[1]) schon früher für Melosira nummuloïdes gemachte Beobachtung bestätigt, dass nach der Auxosporenbildung eine grosse Beschleunigung der Zellvermehrung stattfindet. Es ist das in biologischer Hinsicht von Wichtigkeit, da auf diese Weise alle einer Auxosporenbildung nicht unterworfenen Individuen des betr. Standortes schnell zu einer quantité négligeable für die Erhaltung und Grössenmaasse der Species herabgewürdigt werden. Andererseits bot sich damit die erwünschte Gelegenheit, die niemals bestätigte Behauptung Pfitzer's[2]) nachzuprüfen, ob die Surirellachromatophoren wirklich durch Spaltung parallel der Fläche in den Tochterindividuen verdop-

---

1) P. Miquel, Recherches expérimentales sur la physiologie, la morphologie et la pathologie des Diatomées. Ann. de micrographie, 1892, 542.

2) E. Pfitzer, Bau und Entwickelung l. c. pag. 116. (Lauterborn beschränkt sich auf eine Wiederholung der Angaben Pfitzer's.)

pelt werden. Es wäre das ja ein einzig dastehender Fall, der ein grosses Interesse beanspruchen könnte.

Pfitzer stellt die Thatsache nicht als sicher beobachtet hin, sondern schliesst nur aus dem Auftreten eines zweiten im durchfallenden Licht dunkleren Chromatophorenstreifens in der von der Gürtelseite betrachteten Tochterzelle auf eine solche Spaltung. Nun ist ja aber klar, dass, wenn auch nur irgendwo in der Zelle zwei der zahlreichen Zipfel mit ihren hohen Kanten über einander stehen, leicht dasselbe Aussehen erreicht werden kann.

Für Surirella saxonica verläuft der Vorgang in folgender Weise: In der ersten Zeit nach erfolgter Durchschnürung der Mutterzelle breiten die Chromatophoren, deren jede Tochterzelle eines erhielt, ihre Zipfel weit aus, ohne jedoch in die zur Kanalraphe führenden Kanälchen einzudringen, so dass sie vielfach auf die Innenseite hinüberreichen und thatsächlich den Eindruck einer solchen Spaltung hervorrufen können, wie Pfitzer sie voraussetzt. Kurze Zeit vor der Trennung der Tochterindividuen von einander bemerkt man jedoch häufig Zellpaare, welche eine wesentlich andere Gestaltung und Anordnung ihrer Chromatophoren erkennen lassen. In der Schalenansicht fällt auf, dass die untere Zellhälfte ohne Chromatophor ist, und alle Stadien lassen sich nach und nach zusammenfinden, welche eine langsame Wiederausbreitung der Chromatophoren vom Kern ab nach unten zeigen. Gleichzeitig damit sind alle oder fast alle Zipfel und Vorsprünge des Randes eingezogen. Diese Thatsache wird auch von Pfitzer erwähnt, aber nicht weiter beachtet.

Ein Verständniss der zunächst von mir als krankhaft angesehenen Erscheinung gewährt erst das Studium der Gürtelseite in den verschiedenen Zuständen. Fig. 28 Taf. X lässt an einem noch von den übergreifenden Gürtelbändern zusammengehaltenen Zellenpaar — welches erst durch den Druck des Deckgläschens in seine Bestandtheile zerfiel — deutlich beobachten, dass die untere Hälfte des von der Mutterzelle überkommenen Chromatophores in jeder Tochterzelle sich von der älteren (äusseren) Schale abgewandt hat, sich unter dem bereits die Zellmitte einnehmenden Kerne hindurch an der mit *u* bezeichneten Stelle umgebogen und sich der inneren (jüngeren) Schale angeschmiegt hat. Es wächst hier dem oberen Zellende entgegen, und aus dem Grunde ist in der unteren Hälfte zur Zeit kein Chromatophor zu finden. Die End- und Seitenlappen sind eingezogen, um mit der vorhandenen Chromatophorenmasse möglichst ökonomisch zu verfahren. Es handelt sich ja gleichzeitig auch darum, die unteren, jetzt entblössten Schalenhälften mit neuen Chromatophorentheilen zu versehen. Anfänge dazu sind in der linken, ein wenig weiter vorgeschrittenen Tochterzelle der Fig. 28 Taf. X auch bereits gemacht. Man sieht von der Umbiegungsstelle *u* des Chromatophores aus nach unten zwei Lappen hervorsprossen, die durch körnige Plasmastränge nach dem Zellende zu fortgesetzt werden. Diese beiden Lappen verlängern sich schnell und bilden die untere Hälfte der Chromatophoren. Die Umbiegungsstelle wird während dieser Wachsthumsvorgänge oft auf kurze Zeit stark verbreitert und bleibt auch nach der Vervollständigung der Chromatophoren, wie wir sahen, stets als eine dann meist nur schmale, organische Verbindungsbrücke zwischen den ursprünglich einem Chromatophoren angehörenden Theilen erhalten.

Darnach besteht jedes Chromatophor aus zwei Stücken verschiedenen Alters. Die beiden Untertheile sind jüngerer Nachwuchs zu den beiden durch Umlagerung aus dem ursprünglich einzigen, überkommenen Chromatophor gebildeten Obertheilen. Die weitere Verzweigung der Chromatophoren passt sich den Raumverhältnissen der Schalenoberfläche vollkommen an, und darnach erst werden die feinsten Endchen in die Kanäle vorgeschoben. Die ursprüngliche Umbiegungsstelle und zugleich bleibende Verbindungsstelle findet sich dicht unterhalb der Zellmitte und des Kernes; sie ist in der Flächenansicht eines Chromatophores Fig. 27 Taf. X durch etwas stärkere Contur und ein *u* bezeichnet. Diese bei genügendem Material leicht zu verfolgende hübsche Erneuerungsweise der Chromatophoren dürfte vermuthlich allgemein für die Gattung Surirella zutreffend sein.

3. Cymatopleura solea W. Sm. und elliptica W. Sm.

Die Gattung Cymatopleura hat die Form der Kanalraphe mit Surirella gemeinsam, doch fehlen ihr die Flügel, auf welchen die Raphe bei Surirella verläuft. Eigenthümlich ist der Gattung die mehrfache Wellung der Schalenfläche, welche sich nach dem Rande zu abflacht, so dass die Raphe nicht mit betroffen wird. Die beiden Zellenden sind gleich gestaltet.

Cymatopleura solea, eine langgedehnte, schmale Form mit zugespitzten Enden und ausgeschweifter Mitte (cf. die Schalen Fig. 34 Taf. X) war von Pfitzer[1]) in Auxosporenbildung beobachtet worden. Der Vorgang soll nach seiner Mittheilung genau wie bei Surirella verlaufen.

---

[1]) l. c. pag. 119.

Mir standen Cymatopleura elliptica und solea zur Verfügung, und wenn auch meine Beobachtungen hier nicht so vollständig sind wie für Surirella, so haben sie mir doch ein klares Bild des Vorganges gegeben.

Der Beginn der Auxosporenbildung gleicht ganz den Anfangsstadien bei Surirella. Auch hier lagern sich je zwei — seltener drei — Zellen mit ihren Schalenenden aneinander und bilden durch Gallertabscheidung eine festverbundene, zu weiterer Ortsbewegung befähigt bleibende Gruppe. Ein Unterschied Surirella saxonica gegenüber besteht aber darin, dass jedes der beiden unter sich gleichen Schalenenden gleichmässig zur Herstellung der Verbindung geeignet erscheint. In der That ist an guten Schalenpräparaten in der Schalenansicht an beiden Zellenden bei tieferer Einstellung ein Porus deutlich, der gerade am Scheitel unter der ein wenig vorgezogenen Schalendecke in eine Art breiteren Vorhof mündet. An den vorher erwähnten Schalenpräparaten des Kieler botanischen Institutes zeigten besonders die als Cymatopleura solea var. apiculata und Cymatopleura nobilis Hantzsch bezeichneten Formen diesen Porus mit grosser Deutlichkeit. (Fig. 29 und 30 Taf. X.)

Die einzelnen Veränderungen der Kerne zu verfolgen, ist mir bei Cymatopleura nicht gelungen, da die Gürtelseiten sehr schmal sind, die Chromatophoren aber die Schalenseiten völlig verkleiden. Immerhin kann ich mit Sicherheit aussagen, dass eine geschlechtliche Vereinigung der beiden Zellen in den von mir beobachteten Fällen nicht stattfand, und dass ausnahmslos zwei Auxosporen, so weit meine Beobachtungen reichen, gebildet wurden. Hier befinde ich mich also in vollkommenem Widerspruch mit Pfitzer.

Fig. 31 Taf. X stellt einen kurz nach der Oeffnung der Schalen fixirten Fall dar. An den einander zugekehrten Zellenden klaffen die Schalen weit auseinander, während sie am anderen Ende der Zellen übereinander geschoben bleiben. Im Winkel der beiden Schalen haftet die Auxospore, welche hier bereits ein festes Perizonium besitzt. Die beiden austretenden Plasmamassen treffen in der Mitte aufeinander — sie sind bei der Fixirung ein wenig contrahirt und dadurch von einander getrennt — ohne zu verschmelzen, und schieben die Schalen immer weiter aus einander. In dem bei der Bewegung des austretenden Plasma vorausgehenden dichten Knäuel werden die eng verschlungenen Chromatophoren mitgeführt; sie bedingen dunkle Färbung der aufeinander treffenden Plasmakappen. Im hinteren Ende findet sich in der einen Auxospore ein Kern vor. Eine genauere Analyse des Inhaltes war der Chromatophoren wegen unmöglich.

Eine ungefähr ausgewachsene Auxospore von Cymatopleura elliptica ist mit ihren äusserst zahlreichen Chromatophorenlappen und -Verästelungen, aus denen die Abgrenzung der zwei betheiligten Chromatophoren nicht erkennbar wird, in Fig. 32 Taf. X wiedergegeben; ich füge hinzu, dass auch hier beide Auxosporen mit den die Enden krönenden Mutterzellschalen vorhanden waren.

Ebenso verhält sich Cymatopleura solea. Die Fig. 33 u. 34 Taf. X stellen Theile von Auxosporenpräparaten dar. Zunächst lässt Fig. 34 die Zweizahl der Auxosporen erkennen. Auf die auffallende Endkappe, welche mit scharfer Linie am einen Ende einer Auxospore sich abhebt, möchte ich dabei aufmerksam machen; es dürfte, darnach zu urtheilen, ein bei der Oeffnung abfallender Deckel gebildet werden. Fig. 33 zeigt die gewellte Umrissform eines der beiden Chromatophoren, welche hier, abweichend von allen früheren Befunden, gleichzeitig mit dem Perizonium ihr Längenwachsthum beginnen und abschliessen. Beide Zeichnungen geben die Zahl der Kerne auf zwei für jede Auxospore an. Die Kerne liegen übereinstimmend im älteren, innerhalb der Mutterschale steckenden Ende der Auxosporen.

Ein etwas abweichendes Verhalten zeigte ein anderes Präparat. In der einen Auxospore lagen in der Zellmitte ein Grosskern und ein Kleinkern; die Chromatophoren hatten die nöthige Länge bereits erreicht. In der zugehörigen Auxospore vermochte ich zunächst keinen Kern zu entdecken. Bei Anwendung stärkerer Vergrösserung fand sich im jüngeren Zellende, also der anderen Auxospore zugekehrt, ein Dyasterstadium in schönster Ausbildung. Es war demnach die Kerntheilung erst nachträglich erfolgt.[1])

Suchen wir uns nach diesen Angaben den Entwickelungsgang bei Cymatopleura klar zu machen, so ergibt sich folgendes Bild. Zwei mit beliebigen Enden aneinander haftende Individuen theilen ihren Kern karyokinetisch; einer der Kerne wird Kleinkern und löst sich im Plasma auf, der andere, der Grosskern, bleibt erhalten. Gleichzeitig mit der Kerntheilung, ja bisweilen schon vorher, öffnen sich an den einander zugekehrten Enden die Schalen uud unter Ausscheidung von Gallerte geht aus jedem Zellinhalte eine Auxospore hervor. Das Perizonium bildet sich an den in den Schalen stecken bleibenden äusseren, abgekehrten Enden gleich fertig aus, hier findet man meist einen oder beide Kerne gelagert. An den einander zugekehrten Enden erfolgt das weitere Wachsthum der Auxosporen, indem die beiden aufeinander stossenden Plasmaballen die Schalen etc. immer weiter aus einander drängen, ohne irgendwie eine Vereinigung ihrer Plasmakörper eintreten zu lassen. Auch das einseitige Wachsthum der Auxosporen ist ein Ausnahmefall, der freilich bei Bacillaria paradoxa[1]) in ähnlicher Weise vorliegen wird.

---

[1]) Gemessen wurden folgende Längen der Mutter- und Tochterzellen:
Cymatopleura solea 108 und 110 μ, Auxosporen 206 und 234 μ,
105 und 112 μ, Auxosporen 220 und 260 μ.

Wie verhält sich Cymatopleura zu Surirella?

Das ist jetzt die nächste Frage. Legt man meine eben wiedergegebenen Beobachtungen zu Grunde und vergegenwärtigt sich dabei, dass Pfitzer zu abweichenden Resultaten gelangt war, so ist eine Möglichkeit für die Erklärung der Differenz darin zu finden, dass etwa ähnliche, aber gerade im Punkte der Auxosporenbildung abweichende Formen uns vorgelegen hätten. In diesem Falle wäre jede weitere Diskussion überflüssig.

Sieht man von dieser nicht sehr wahrscheinlichen Möglichkeit ab, so ergibt sich, dass wirkliche geschlechtliche Vereinigung und eine apogame Form der Auxosporenbildung an einer Gattung und Species zur Beobachtung gelangt sind. Da die beschriebene typische Zusammenlagerung zweier Individuen hier auch für die ungeschlechtlich gebildeten Auxosporen ausnahmslos zutrifft, so ist der Rückschluss auf einen früheren geschlechtlichen Verlauf dieser Auxosporenbildung zwingend. Weitere Untersuchungen an Cymatopleura würden die Frage entscheiden können, ob thatsächlich in den seit Pfitzer's Beobachtungen verstrichenen 30 Jahren ein völliger Verlust der Sexualität in einer Diatomeengattung eingetreten ist, oder aber ob eine in Rückbildung begriffene Sexualität vorliegt, die je nach den äusseren Lebensbedingungen aus zwei Mutterzellen eine geschlechtlich gebildete oder zwei Auxosporen auf ungeschlechtlichem Wege hervorgehen lässt.

Voraussichtlich wird man eher geneigt sein, die letztere Möglichkeit als wahrscheinlich zu betrachten, als die erstere zugeben wollen. So mag als eine nicht ganz zu vernachlässigende Thatsache hinzugefügt sein, dass die ungeschlechtliche Cymatopleuraentwickelung in demselben Culturbehälter von statten ging, der die Hauptmasse der geschlechtlich gebildeten Surirellaauxosporen ergeben hatte, und dass die Entwickelung beider Formen gleichzeitig, also unter gleichen Bedingungen erfolgte.

---

1) cf. Diatomeen d. Kieler Bucht, 1899, pag. 125.

Die Theilung der Diatomeenkerne.

Bei Surirella saxonica gelang es zuerst vermöge der relativ grossen Kerne etwas genaueren Einblick in die Kerntheilungen zu gewinnen, welche der Auxosporenbildung voraufgehen, so dass jetzt ein Vergleich dieser Vorgänge mit den von Lauterborn[1]) dargestellten vegetativen Kerntheilungen von Surirella calcarata ermöglicht ist. Da mag denn vorausgeschickt sein, dass im grossen und ganzen unsere Resultate gut zu einander stimmen, obwohl in zahlreichen Einzelheiten mehr oder minder grosse Differenzen vorliegen, die meist in der Verschiedenheit des Materials und der untersuchten Vorgänge begründet sein werden.

Die Centrosomen[2]) der beiden untersuchten Surirellaarten verhalten sich etwas verschieden. Während Lauterborn[3]) auch während völliger „Kern- und Zellruhe“ das Centrosom in der Kernbucht wahrnahm, konnte ich einen so sehr vor den kleinen Mikrosomen des Plasma durch Grösse und Consistenz ausgezeichneten Körper, wie z. B. Lauterborn's Fig. 20, 64, 111 aufweisen, nicht unterscheiden. Erst der Beginn der Strahlung lässt meiner Auffassung nach das Centrosom zweifellos erkennen. Ob der Ort seines Vorkommens stets das Zellplasma ist, möchte ich daher für Surirella saxonica nicht so bestimmt behaupten, doch kann dieser Frage kaum grosse Wichtigkeit beigemessen werden.

Grössere Differenzen bestehen zwischen uns in den Angaben über das Auftreten der Centralspindelanlage. Nach Lauterborn[4]) ist die erste Anlage der Spindel bereits vorhanden, bevor in der Struktur des Kernes oder in seiner Lage inmitten der Zelle die geringste Aenderung erkannt werden kann. Sie sondert sich als blasses Kügelchen von dem aus der Mitte der Kernbucht ein wenig

---

1) R. Lauterborn, Unters. über Bau, Kerntheilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig, W. Engelmann. 1896.

2) Der in der Botanik herrschenden Terminologie folge ich, indem ich den von Strahlung umgebenen Centralkörper als „Centrosom“ bezeichne (cf. dazu Fr. Meves, Zelltheilung, 496, aus Merkel u. Bonnet, Ergebnisse d. Anatomie u. Entw.-Gesch. 1898). Eine Sphäre oder eine hellere Zone um diesen Körper habe ich ebenso wenig wie Lauterborn bei Surirella jemals auffinden können. Ueberhaupt dürfen, für pflanzliche Objecte wenigstens, die Ausführungen von A. Fischer über das Zustandekommen der Sphären mit Centralkörpern durch Spiegelfärbung als völlig zutreffend und sehr glücklich bezeichnet werden (cf. A. Fischer, Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasma, Jena 1899, 228 u. ff.).

3) Lauterborn, l. c. 85—88.

4) l. c. 88—93. cf. auch die Figurenerklärungen.

verschobenen Centrosom ab und verändert unter fortwährendem Wachsthum ihre Form parallel mit den im Kern vorgehenden Struktur- und Lageänderungen, bis sie als mehr oder weniger garbenförmiges Gebilde in den Kern selbst eindringt.

Dagegen ist nach meinen Beobachtungen die Struktur- und Lagenänderung des Kernes von statten gegangen, ohne dass die „Anlage der Centralspindel“ in Erscheinung getreten wäre. Erst dann, wenn der Kern im oberen Zellende angekommen ist und die kurz stabförmigen Chromosomen in ihm deutlich zu erkennen sind, tritt als ein unmittelbar ans Centrosom anschliessendes Gebilde die Centralspindelanlage auf (Fig. 17, 18 Taf. IX). Nicht ganz unbegründet könnte mir hier eingewendet werden, dass die ersten Zustände mir eben entgangen seien. Trotzdem bleibt eine grosse Differenz für den Zeitpunkt ihrer Trennung vom Centrosom übrig, da in meinen Fig. 14 und 15 Taf. IX, die etwa dem dichten und lockeren Knäuelstadium entsprechen, eine vom Centrosom bereits abgeschiedene Centralspindelanlage nicht hätte unbemerkt bleiben können.

Hervorzuheben ist dagegen unsere Uebereinstimmung über die Abstammung vom Centrosom und über die das Dyasterstadium freilich nicht ganz erreichende Garbenform, welche an vegetativen Kernen allerdings mehr ins Auge fällt.

Die verschiedenen Befunde über das Auftreten der Doppelstäbchen im mittleren Plasmabande wurden bereits bei der Darstellung der Entwickelung berührt. Ich hatte die Ansicht gewonnen, dass diese Doppelstäbchen eine besondere Form des „Kinoplasma“ Strasburger's[1]) sein möchten und zur Entwickelung der Strahlung verbraucht würden. Dem widersprechen jedoch die Zeichnungen Lauterborn's, welche die Doppelstäbchen bis zur völligen Beendigung der Theilung aufweisen. Eine nähere Aufklärung über die Bedeutung bleibt also abzuwarten.

In Uebereinstimmung mit Lauterborn[2]) befinde ich mich wieder hinsichtlich der Anschauung der membranartig festen Umgrenzung der Centralspindelanlage, der Längsstreifung ihrer Oberfläche und Verdickung des ringförmigen Randes. Ich halte dabei die Centralspindel für einen Hohlcylinder, während Lauterborn nur eine concave Aushöhlung ihrer Polflächen zuzugeben scheint.

---

1) E. Strasburger, Ueber Cytoplasmastrukturen etc. Pringsh. Jahrb. f. w. B. XXX. 375. 1897.

2) l. c. 93—95.

Die wesentlichste Differenz besteht aber in dem weiteren Verhalten des Randes der Polflächen. Aus ihm gehen nach Lauterborn[1]) neue Centrosomen hervor, indem einseitige kugelige Ansammlungen sich bilden, welche, nach kurzer Zeit losgelöst, als sehr blasse Kugeln an den Polen auftreten, auch eine Strahlung im umliegenden Plasma hervorrufen. Von diesem Verhalten habe ich mich weder bei der ersten, noch der gleich darauf folgenden zweiten Theilung überzeugen können. Vielmehr schien mir in den nach der ersten Theilung auseinander weichenden Ringkernen lediglich der allseitig gleichmässig dicke Rand der Centralspindel enthalten zu sein. Dieser Rest der Spindel lässt die ringförmigen Kerne nicht zur Schliessung der centralen Oeffnung kommen, sondern wächst seinerseits sofort zu einer neuen Centralspindelanlage aus, deren Orientirung, wie Fig. 19 Taf. IX zeigt, nicht an diejenige der ersten Spindel gebunden ist. Dass auch bei der zweiten Theilung keine Centrosomen in der von Lauterborn beschriebenen Weise neu angelegt werden, glaube ich mit Sicherheit behaupten zu können. In dem umgefallenen Ringkern Fig. 21 Taf. IX schien mir noch der ringförmige Rest der Spindel enthalten zu sein. Und eben darum glaubte ich auch in Fig. 22 in den drei ringförmigen Körpern etwa die Reste der Centralspindel für die drei zu Grunde gehenden Kleinkerne annehmen zu sollen.

Die Verschiedenheit der Resultate, zu denen Lauterborn und ich in diesem Punkte gelangt sind, dürfte durch die Verhältnisse erklärt sein. Besonders bei der ersten Theilung wäre eine Neubildung von Centrosomen höchst überflüssig, ja unvortheilhaft, weil das Wesentliche des ganzen Vorganges aller Wahrscheinlichkeit nach gerade in der unmittelbaren Folge der beiden Theilungsschritte besteht, die durch Zwischenschiebung einer Centrosomneubildung kaum gefördert werden könnte. „Aller Wahrscheinlichkeit nach“, kann ich nur sagen, denn leider geht die Uebereinstimmung der untersuchten Surirellen auch in einer unangenehmen Eigenschaft sehr weit. Darin nämlich, dass die um ihre Centralspindel angesammelten Chromosomen im Monaster- wie im Dyasterstadium nur eine einzige, undurchsichtige Masse bilden, welche zwar hier und da ein Chromosomendstück herausschauen lässt, aber jede Verfolgung intimerer Veränderungen oder gar Zählungen vollständig vereiteln muss.[2]) Wenn daher bei Surirella eine Fesstellung der Chromosomenzahl erlangt werden soll, so ist dies nur dort nicht ganz aussichtslos, wo man die im Kernraum liegende Centralspindelanlage gerade in dem Augenblicke antrifft, der der Monasterbildung eben voraufgeht. Erheblich grössere Chancen für die zu weiterer Klarstellung wohl nothwendigen Zähloperationen dürfte, nach den Figuren und Angaben Lauterborn's zu urtheilen, Nitzschia sigmoïdea bieten. So ist ein endgültiges Urtheil darüber, ob die Doppeltheilungen vor der geschlechtlich erfolgenden Auxosporenbildung zur Reduction der Chromosomenzahl führen oder nicht, auch jetzt noch nicht abzugeben.

---

[1]) Lauterborn l. c. 64—67.

[2]) Genau so aussichtslos schildert bereits Lauterborn dies Unternehmen (l. c. 69).

Wie zu dem schliesslich übrig bleibenden Grosskern das zugehörige, aus den Centralspindelresten sich zweifellos reconstituirende Centrosom gelagert ist, und was bei der Kernverschmelzung aus den Centrosomen wird, das konnte ich an meinem Material leider nicht feststellen.

Die vier Typen der Auxosporenbildung, ihre Beziehungen zu einander und ihre Abhängigkeit von der Lebensweise.

In einer früheren, die bis dahin erhaltenen Resultate abschliessenden Arbeit [1]) hatte ich versucht, den Zusammenhang der verschiedenen Bildungsweisen der Auxosporen darzustellen, wie er mir damals vorschwebte. An der Hand der hier gegebenen neuen Beobachtungen glaube ich eine Vervollständigung in einzelnen Punkten bringen zu können.

Den Ausgangspunkt finde ich nach wie vor bei Rhabdonema arcuatum. Aeltere, mit zahlreichen Zwischenschalen versehene Zellen treten in eine Theilung ein. Die Gürtelbänder weichen aus einander und nach Abscheidung einer reichlichen Gallertmasse tritt das in zwei Tochterzellen zerfallene Plasma in Form zweier stets getrennten Klumpen aus den Schalen aus. Jeder Plasmaklumpen führt einen Zellkern und bildet von dem schnell ausgeschiedenen Perizonium umhüllt eine Auxospore. Dieser als Typus I bezeichnete Vorgang zeigt auf das deutlichste zwei Dinge: einmal den genetischen Zusammenhang der Auxosporenentwickelung mit der Zelltheilung. Das in seine ihm zu eng werdenden Schalen eingeschlossene Plasma benutzt ihre bei der Zelltheilung eintretende Oeffnung dazu, diese Fessel völlig abzuwerfen und sich eine bequemere Haut zu bauen. Der zweite wichtige Punkt ist das Fehlen jeder Andeutung von Sexualität. Beides berechtigt dazu, in Rhabdonema den Ausgangspunkt für alle jetzt bekannten Fälle von Auxosporenbildung zu suchen und in diesen ältesten Diatomeen nur durch Zelltheilungen sich vermehrende Organismen zu sehen, welche lediglich durch die eigenartige Beschaffenheit ihrer Kieselschalen gezwungen werden, mit ihren Zelltheilungen von Zeit zu Zeit die Erneuerung der zu klein gewordenen alten Schalen zu verbinden, d. h. die Entwickelung von Auxosporen. Direct ableitbar aus diesem Typus I ist Typus IV, der sich z. B. bei Rhabdonema adriaticum¹) findet und nur dadurch unterschieden ist, dass nach der Theilung der Mutterzelle einer der Tochterkerne nicht weiter ernährt wird, zum Kleinkern degenerirt und aus der in ihrer Gesammtheit eine Auxospore bildenden Mutterzelle entfernt wird. Hier reihen sich die gesammten centrischen Diatomeen an.

---

[1]) G. Karsten, Diatomeen der Kieler Bucht l. c. pag. 171 ff.

Den Uebergang zu complicirteren Erscheinungen vermittelt Achnanthes subsessilis²), welche die in einer Mutterzelle durch Theilung entstehenden beiden Tochterzellen miteinander verschmelzen lässt. Da die Vereinigung der beiden Kerne verfolgt werden konnte, so ist in Achnanthes subsessilis unzweifelhaft Sexualität bei der Auxosporenbildung mit im Spiele, obschon noch auf niedriger Stufe stehend.

Völlig ausgebildete Sexualität ist zu beobachten als Begleiterscheinung der Auxosporenentwickelung bei der Mehrzahl der beweglichen Grunddiatomeen. Als Typus II habe ich diejenige Form bezeichnet³), welche durch paarweise und wechselseitige Vereinigung der eben entstandenen Theilungsprodukte zweier sich zusammenlagernden Mutterzellen zwei Auxosporen hervorbringt. Die meisten Naviculeen, Cymbelleen, Nitzschieen gehören hierher. In jeder der beiden Mutterzellen treten infolge der gegenseitigen Beeinflussung zwei schnell aufeinander folgende Kerntheilungen auf, deren erste von einer Zelltheilung begleitet wird. So sind vier Tochterzellen und acht Kerne vorhanden, vier Grosskerne oder Sexualkerne, vier zu Grunde gehende Kleinkerne.

Hier sind nun einige Formen mit reducirter Sexualität einzufügen, welche dem Schema nach zu anderen Typen gehören würden. Von Navicula constricta und Frustulia saxonica will ich absehen,

---

1) Diatomeen der Kieler Bucht l. c. pag. 33 und 179.

2) J. Lüders, l. c. Bot. Ztg. 1862, 60, und G. Karsten, Diatomeen II 48.

3) Diatomeen der Kieler Bucht l. c. pag. 171.

da möglicher Weise die Vereinigung der Tochterzellen übersehen sein könnte. Sehr wichtig ist dagegen Synedra affinis.[1] In den mit Hilfe kleiner Gallertpolster an einem Zellende auf beliebigem Substrate festgehefteten Zellen tritt die Auxosporenbildung in der Weise ein, dass jede Zelle sich theilt, die Schalen öffnet und jede Tochterzelle sich zu einer lang pfeilförmigen Auxospore streckt. Es würde demnach genau der Fall von Rhabdonema arcuatum vorliegen, wenn nicht noch in jeder Auxospore nachträglich eine zweite Kerntheilung in mehr oder minder ausgeprägter Weise stattfände. Diese weitere Theilung des Kernes wird zwar sehr bald durch Vereinigung der beiden Tochterkerne oder Unterdrückung eines von ihnen wieder rückgängig gemacht und hat keinerlei Folgen. Sie ist uns aber von erheblichem Interesse, weil damit angedeutet ist, dass früher einmal weitere Kerntheilungen auch bei Synedra regelmässig vorkamen. Daraus, dass sie jetzt mehr oder weniger vollständig zurückgebildet sind, kann man nur folgern, dass sie offenbar keine wirkliche Bedeutung für den Vorgang mehr besitzen. Eine sehr nahe liegende Vermuthung — die freilich nicht direct bewiesen werden kann — ist es nun, dass Synedra früher die Auxosporen nach Typus II entwickelte, dass also je zwei Mutterzellen zu geschlechtlicher Vereinigung ihrer Tochterzellpaare sich zusammenfanden. Mit dem Verlust der Sexualität wurde die zweite der für Typus II charakteristischen, schnell auf einander folgenden Kerntheilungen überflüssig und erlitt eine starke Rückbildung. Die Synedrazellen ergeben jetzt auf ungeschlechtlichem Wege zwei Auxosporen. An anderer Stelle habe ich bereits darauf aufmerksam gemacht[2]), dass Verlust der Bewegungsfähigkeit damit Hand in Hand gegangen ist.

Einen noch weiteren Schritt der Rückbildung finden wir bei Bacillaria (Nitzschia) paradoxa.[3] Bacillaria und Nitzschia palea[4]) folgen völlig dem Typus IV, so dass, wie vorher ausgeführt wurde, aus jeder Zelle nur eine Auxospore auf ungeschlechtlichem Wege entsteht. Nur an gewissen Kennzeichen der Chromatophoren liess sich hier der Theilungsschritt noch nachweisen. Da nun aber andere und zwar zahlreiche Nitzschiaarten völlig dem Typus II angehören, wird man diesen als den normalen für die Nitzschien ansehen müssen, und so ist die Annahme berechtigt, dass die Rückbildung bei Bacillaria und Nitzschia palea nicht nur bis zur Unterdrückung der Sexualität, also der zweiten Kerntheilung, sondern sogar bis zum fast vollständigen Verschwinden auch der ersten Kern- und Zelltheilung gediehen ist.

---

[1] G. Karsten, Diatomeen II. 33.

[2] Diatomeen der Kieler Bucht l. c. 178.

[3] Diatomeen der Kieler Bucht l. c. 125.

[4] Miquel, Recherches expérimentales etc. 1892. l. c. 556.

Ebenso wie bei Typus II ist bei Typus III Sexualität in hervorragendem Maasse betheiligt. Wenn wir uns aber die wenig zahlreichen Vertreter des Typus, wie sie im ersten Theil dieser Arbeit behandelt sind, genauer ansehen, so fällt eine gewisse Ungleichwertigkeit ins Auge. Während alle Vertreter des Typus II mit schematischer Regelmässigkeit alle Vorbereitungen zur Auxosporenbildung in gleicher Weise treffen, ist der Sexualkern bei Cocconeïs das Resultat einer einmaligen, bei Surirella einer doppelten Kerntheilung. Es ist also nur das rein äusserliche gröbere Kennzeichen, dass aus zwei Mutterzellen durch sexuelle Vereinigung eine Auxospore gebildet wird, welches den Typus III charakterisirt. Da Cocconeïs und Surirella systematisch weit von einander entfernt sind, ist die ungleiche Entwickelungsweise nicht weiter zu verwundern. Kann demnach an nähere Beziehungen der bei Cocconeïs und Surirella zu beobachtenden Vorgänge zu einander nicht gedacht werden, so ist ein gewisser Zusammenhang der Auxosporenbildung von Surirella mit dem Typus II doch unverkennbar. Die angeführten Beobachtungen von längerer Rivalität zwischen zweien der aus den secundären Spindeln hervorgehenden vier Kerne deuten auf frühere Gleichberechtigung dieser beiden Kerne hin. Und die Thatsache, dass aus der nicht gerade seltenen Aneinanderlagerung von drei Surirellaindividuen bisweilen zwei Auxosporen entstehen, ist, wie mir scheint, nur auf diesem Wege zu erklären und bildet damit eine sehr wesentliche Stütze für die Anlehnung des Typus III an Typus II.

Das Verhältniss von Cymatopleura zu Surirella wurde schon vorher aus einander gesetzt. Es mag unter Hinweis auf Synedra und Typus II hier nur angefügt sein, dass bei Cymatopleura der Abstand von der Norm noch nicht so gross geworden ist, wie bei Synedra. Die äusserliche Vereinigung zweier Zellen ist bei Cymatopleura anscheinend stets noch Vorbedingung der Auxosporenbildung, und aus diesem Grunde ist es auch mir, trotz der vorgebrachten Einwände, wahrscheinlich, dass unter bestimmten unbekannten Bedingungen die von mir beobachtete Apogamie und Bildung zweier Auxosporen wieder gegen eine geschlechtliche Erzeugung einer Auxospore vertauscht werden kann. Für diesen Fall vermuthe ich, dass in den beiden Cymatopleurazellen eine doppelte Kerntheilung eintreten würde, wie sie bei Surirella nachgewiesen wurde. Ob die zweite Kerntheilung bei der apogamen Auxosporenbildung völlig unterdrückt oder in Andeutungen vorhanden geblieben ist, vermag ich aus Mangel an genügendem Material nicht zu sagen.

Ziehen wir nun die Summe aus allen bisher vorliegenden Beobachtungen über Auxosporenbildung, so bleibt als Hauptresultat bestehen, dass sich in jedem Falle eine Zelltheilung als Ausgangspunkt nachweisen lässt. Die vier verschiedenen Typen sind sehr klar vorgezeichnet und leicht verständlich. Der erste führt die Theilung vollständig aus und verbindet damit nur die Erwerbung neuer grösserer Schalen. Die möglichst kräftige Ausgestaltung der neuen vergrösserten Generation oder vielleicht die ausserordentliche Grössendifferenz der beiden Extreme, welche die gleichzeitige Produktion von zwei Auxosporen nicht gestatten würde, führt zu Typus IV. Es liegt, soweit ich bisher sehe, kein Anzeichen vor, das auf frühere geschlechtliche Bildung der Auxosporen bei diesen beiden Typen hinwiese, wenn solche Formen wie Bacillaria ihren nächsten Verwandten angereiht bleiben und als Rückbildungen von Typus II betrachtet werden. Man kann also in den Tabellarien und in der ganzen Masse centrischer Arten Formen anerkennen, die mit dem Ausgangspunkte der ganzen Diatomeenreihe noch in geraden Linien verbunden sind. Immerhin wird man auch hier schon biologische Gesichtspunkte zu Hilfe nehmen müssen, um das „Nichtzurausbildunggelangtsein“ der Sexualität erklärlich zu machen. Das ist für die (meist centrischen) Planktonformen z. B. durch Schütt[1]) geschehen, der zu dem Resultate kam: „Für Planktondiatomeen müssen wir also die rein ungeschlechtliche Auxosporenbildung theoretisch fordern.“

Wenn wir nun die beiden Typen mit geschlechtlicher Auxosporenentwickelung betrachten, so braucht zwar das Auftreten der Sexualität nicht begründet zu werden, denn in jeder Organismenreihe tritt mit Erreichung einer gewissen höheren Ausbildungsstufe die Geschlechtlichkeit mit zwingender Nothwendigkeit ein. Aber für den so häufig wiederkehrenden Verlust dieser Eigenschaft sollte man meinen, eine Ursache ausfindig machen zu können. Schon in den „Diatomeen der Kieler Bucht“ [2]) sagte ich: „Ob nicht vielleicht überhaupt noch eine

---

1) Fr. Schütt, Wechselbeziehungen zwischen Morphologie, Biologie, Entwickelungsgeschichte und Systematik der Diatomeen. Ber. d. Deutschen bot. Ges. 1893, 566.

2) l. c. pag. 191.

weitere ernährungs-physiologische Frage in dem vorzugsweisen Vorkommen der Diatomeen auf in Zersetzung begriffenem Schlick — in extremen Fällen sogar in der Beggiatoa-Vegetation — verborgen liegt, — das zu entscheiden muss weiteren Untersuchungen überlassen bleiben.“ — Mir scheint nun gerade bei einigen sexuell abgeschwächten Formen die Möglichkeit mindestens theilweise saprophytischer Ernährung nahe zu liegen, obschon eine exacte Beweisführung bisher nicht geliefert ist. Z. B. Cymatopleura solea wie elliptica sind durch einen ihnen eigenthümlichen schleimigen Ueberzug, der die Zellen völlig überzieht, stets mit Massen von festgehaltenen Humustheilchen bedeckt, welche sie oft vollständig sogar dem suchenden Auge entziehen, demnach auch nur geringe Mengen von Licht zu den Chromatophoren gelangen lassen. Wirklich reine Schalen findet man bei ihnen niemals. Nitzschiaarten treten ebenfalls an entsprechenden Standorten häufig auf, und es ist mir für Bacillaria (Nitzschia) paradoxa sehr zweifelhaft, ob nicht eher eine saprophytische Lebensweise als ihre immerhin nur für Küstengegenden zutreffende Zugehörigkeit zum Plankton für den Verlust der Sexualität verantwortlich gemacht werden sollte. Denn die Form ist der ständige Bewohner aller Schlickboden führenden Orte an den Küsten der Ostsee, von wo sie sich zu Zeiten erhebt und nach ausgiebiger Vermehrung in grossen Massen im Plankton gefunden wird.

Endlich wäre der Verlust der Bewegungsfähigkeit ein unter den gegebenen Bedingungen mit Nothwendigkeit zur Einbüssung geschlechtlicher Auxosporenbildung führender Umstand. Es ist allerdings fraglich, ob die grosse Zahl von Formen, welche durch Stielbildung ausgezeichnet sind, wie Achnanthes, Rhoicosphenia, Gomphonema, Brebissonia, sich in einem Uebergange zur Bewegungslosigkeit befinden, wie Schütt[1]) andeutet. Denn alle diese Arten sind nach Lösung von ihren Stielen zu lebhafter Bewegung befähigt und haben auch ausnahmslos eine geschlechtliche Auxosporenbildung aufzuweisen. Auch wäre eine Ursache für die Aufgabe der Bewegungsfähigkeit kaum ausfindig zu machen. Jedenfalls aber scheint Synedra affinis, sei es durch Uebergang zu saprophytischer Ernährung, sei es durch andere Vorzüge bewogen, zu sesshafter Lebensweise vor mehr oder weniger langer Zeit erst übergegangen zu sein. Die Einbusse der Sexualität, deren Spuren wir in ihrer Auxosporenentwickelung ja noch deutlich erkennen konnten, war die unausbleibliche Folge. Für andere

---

1) Schütt, l. c. 566.

Synedraarten käme die Zugehörigkeit zum Plankton als ein in gleichsinniger Richtung wirkender Factor in Betracht.

Hier möchte ich auch die Tabellarien anknüpfen. Nicht dass ich glaubte, diese Formen hätten früher einmal Bewegungsvermögen besessen. Ihre Schalen sind zu schwer, ihr ganzer Aufbau zu massig, als dass dieser Gedanke wahrscheinlich sein könnte. Aber dass in diesen hoch entwickelten und complicirt aufgebauten Formen eine Sexualität nicht zur Ausbildung gelangt ist, das scheint mir auf das von jeher fehlende Bewegungsvermögen zurückgeführt werden zu müssen.

Derartige Wechselbeziehungen zwischen der Lebensweise, der Formenausgestaltung und der Entwickelungsgeschichte, wie Schütt sie für Planktondiatomeen einerseits, Grunddiatomeen andererseits bekannt gemacht hat, sind jetzt, nachdem die Grundlagen für die genauere Erkenntniss der Entwickelungsgeschichte für die Mehrzahl von Diatomeengattungen oder -Unterfamilien gegeben sind, sehr geeignet, uns tiefer in das Verständniss des Lebens und der gegenseitigen Beziehungen innerhalb dieser eigenartigen und interessanten Pflanzenreihe einzuführen.

Bonn, April 1900.

Figurenerklärung.

Tafel VIII und IX.

Fig. 1—8. Cocconeïs Placentula. 1000 : 1. Zeiss Apochromat 2 *mm*, oc. 8. *chr*. Chromatophor, *g. k.* Grosskern, *k. k.* Kleinkern.

„ 9—28. Surirella saxonica. Sämmtliche Figuren (bis auf 27) sind von der Gürtelseite aus aufgenommen und mit dem breiteren Zellende nach oben gerichtet orientirt.

„ 9. Zwei zur Auxosporenbildung vereinigte Zellen. Es ist nur der Zellkern und die ihn enthaltende mediane Plasmamasse angedeutet, ausserdem die Grenzen der Schalen gegen Flügel und Gürtelband. 195 : 1.

„ 10. Die unteren an einander haftenden Theile der beiden Zellen stärker vergrössert. *p*. von Gallertporen durchsetzte kleine Hervorragungen. 1000 : 1.

„ 11—15. Veränderungen des Kernes. 1000 : 1.

„ 11. Ruhender Kern in geringer Plasmamasse, die seitlich von den dunkler gehaltenen Chromatophoren begrenzt wird. Kernstruktur feinkörnig, zahlreiche Nucleolen.

„ 12. Nierenförmiger Kern aus dem Beginn der gegenseitigen Beeinflussung zweier verbundenen Zellen. Centrosom mit kleiner Strahlung in der Kernbucht, Doppelstäbchen in den vier Ecken der Plasmaansammlung. Kernstruktur körnig, Beginn fädiger Anreihungen; mehrere Nucleolen.

Fig. 13. Wendung um 45°. Zunahme der Strahlung um das in der abgeflachten Kernbucht gelagerte Centrosom. Zunahme der fädigen Kernstruktur und der in den vier Ecken der Plasmamasse liegenden Doppelstäbchen ausserhalb des Bereiches der Strahlung.

„ 14. Fast vollendete Abrundung des Kernes am alten Platze. Das nach oben hin etwas entfernte Centrosom mit grosser Strahlung in der ansehnlich vermehrten Plasmaansammlung. Feinfädige Kernstruktur (dichtes Knäuelstadium) fast durchgeführt, Nucleolen bis auf einen aufgelöst. Doppelstäbchen im Plasma verschwunden.

„ 15. Lockerung des Kernfadens (lockeres Knäuelstadium). Zunahme seines Querdurchmessers und Beginn der Zerlegung in Chromosomen. Strahlung des Centrosomes nach dem Kern und nach den oberen Winkeln der Zelle von grosser Deutlichkeit, während die nur im Plasma verlaufenden Strahlen von weit geringerer Deutlichkeit sind.

„ 16. Die Zelle, der Fig. 15 entnommen war, um die obere Ansatzstelle der Strahlung und die Contraction der Chromatophoren zu zeigen. 320 : 1.

„ 17. Der in das obere Ende der Zelle gewanderte Kern, in welchen das Centrosom *c.* und die hinten daran hängende Anlage der Centralspindel *a. csp.* einzudringen beginnen. Das Centrosom hat fast keine, das ringförmige Anhangsgebilde eine schwache, von der Ringöffnung ausgehende Strahlung mit scharf markirter Grenze. Die Chromosomen sind sehr kurz und dick, stabförmig; feine Plasmastränge sind zwischen ihnen ausgespannt. 1 Nucleolus. 1500 : 1.

„ 18. Der dem vorigen ungefähr gleichende Kern zeigt die Chromosomen noch ein wenig zurückgeblieben in der Zertheilung. Dagegen ist die Anlage der Centralspindel *a. csp.*, welche auf dem Kerne liegt, etwas weiter entwickelt und zu einem breiteren Ring geworden, dessen Oberfläche Längsstreifen führt. Das Centrosom ist verschwunden. 1500 : 1.

„ 19. Die aus der ersten Kerntheilung hervorgegangenen Tochterringkerne, deren jeder aus den überkommenen Resten der Centralspindel eine neue Centralspindelanlage entwickelt hat, welche die verklumpten Chromosomen alsbald zu einer neuen Sonderung veranlassen dürfte. *chr.* die Chromatophorenzipfel. 1000 : 1.

„ 20. Die secundären Tochterkerne ringförmig an ihren Centralspindeln aufgereiht. Die Centralspindeln lassen eine zarte Längsstreifung und stärkere Ringconturen, an den Enden aber keine abgesonderten Körperchen erkennen, welche Centrosomen entsprechen könnten. Das von den Spindelpolen ausgehende, um die Theilungen hohlkugelig geordnete Plasma zeigt fädige Struktur. 1500 : 1.

„ 21. Die aus einander weichenden secundären Tochterringkerne mit verbindender Strahlung, welche in der Mitte durchgetheilt ist — ein Ringkern ist umgefallen und zeigt die centrale Oeffnung und undeutliche Reste des Centralspindelpoles. Die Chromosomen sind vollständig verklumpt 1000 : 1.

„ 22. Der Grosskern *g.k.* und drei Kleinkerne *k.k.* als Produkte der zweiten Kerntheilung. 1500 : 1.

„ 23, 24. Allmähliche Abrundung und Contraction der Plasmakörper als Vorbereitung zur Vereinigung der beiden am unteren Ende verbundenen

Zellen an je einer Zelle wiedergegeben. In Fig. 24 sind die Schalen bereits voneinander gehoben; sie werden durch die nach unten hinzielende Bewegung der Plasmamasse am unteren Ende noch weiter aus einander gedrängt, am oberen über einander geschoben werden, wie es die in den Mutterschalen liegende Auxospore Fig. 26 zeigt. 320 : 1.

Fig. 25. Skizze einer jungen Auxospore zwischen ihren Mutterschalen in der umhüllenden Gallertmasse. 130 : 1.

„ 26. Auxospore, welche innerhalb der Mutterschalen liegt. Innerhalb des glatten Perizonium ist die eine Schale bereits ausgeschieden; auf der anderen Seite ist der Plasmakörper weit ins Innere zurückgewichen, um Raum für die Abscheidung der zweiten Schale zu geben. Die Vereinigung der beiden Grosskerne ist erfolgt, von den Kleinkernen ist nichts wahrzunehmen. 320 : 1.

Tafel X.

„ 27. Schalenansicht eines Chromatophoren, nach fixirtem Material gezeichnet. An der mit *u.* bezeichneten, stärker hervorgehobenen Stelle geht die Verbindungsbrücke zum anderen Chromatophoren ab. 320 : 1.

„ 28. Zwei kurz vor der Trennung stehende Schwesterzellen, welche im Präparat durch den Druck des Deckglases aus einander gewichen sind. In beiden Zellen ist bei *u.* das bis dahin der Aussenschale anliegende Chromatophor umgebogen und wächst an der einen Schale entlang nach oben hin, während aus der Umbiegungsstelle die Chromatophorenunterhälften ergänzt werden. 320 : 1.

„ 29—34. Cymatopleura.

„ 29. Die Schalenenden einer Zelle von Cymatopleura solea var. apiculata. Gerade am Scheitel ist ein bei tiefer Einstellung deutlicher Gallertporus vorhanden, welcher in einen vom Schalendeckel überwölbten Vorhof mündet. 1500 : 1.

„ 30. Ein Schalenende von Cymatopleura nobilis Hantzsch, das an der gleichen Stelle einen Gallertporus besitzt. 1000 : 1.

„ 31. Cymatopleura elliptica. Zwei zusammengelagerte Zellen an der Berührungsstelle geöffnet. Das hervorquellende Plasma jeder Zelle bleibt gesondert, durch die Schalen hindurch bemerkt man das in ihrem Winkel schon gebildete Perizonium, und in einer Auxospore ist hier ein Kern sichtbar. 320 : 1.

„ 32. Eine etwa ausgewachsene Auxospore derselben Art (die Mutterschalen und die zweite Auxospore sind fortgelassen), welche die Chromatophorenverzweigung und ihre Vertheilung an der Oberfläche zeigt. 320 : 1.

„ 33, 34. Cymatopleura solea.

„ 33. Das im Winkel zweier Mutterschalen steckende Auxosporenende mit der häufig zu beobachtenden knopfigen Anschwellung. Die welligen Umrisse eines Chromatophoren und zwei Kerne sind kenntlich. 500 : 1.

„ 34. Die zweite, zugehörige Auxospore mit ebenfalls zwei Kernen und das anstossende Ende der ersteren. 320: 1.

Zur Abwehr.

Im II. Heft des Jahrgangs 1900 dieser Zeitschrift, Seite 205 bis 247, erschien eine voluminöse Abhandlung über die Verbreitung des Carotins im Pflanzenreiche von Tine Tammes, Assistentin am botanischen Laboratorium der Universität Groningen, worin die Verfasserin zu beweisen sich bemüht, dass in Chlorophyll enthaltenden, etiolirten und herbstlich vergilbten Pflanzentheilen allgemein ein gelber bis rother, mit dem Carotin aus der Wurzel des *Daucus carota* völlig übereinstimmender Farbstoff vorkommen soll.

In dieser Abhandlung werden meine Untersuchungen über *Sphaeroplea annulina Ag.* aus dem Jahre 1887 ohne Veranlassung (denn ich habe nie über Carotine etwas veröffentlicht) bestritten und wird mir der Vorwurf gemacht, ich hätte Carotinniederschläge mit Kernen verwechselt.

„Rauwenhoff hat“, so heisst es wörtlich S. 220, „in seiner Abhandlung über *Sphaeroplea annulina Ag.* das Vorkommen vieler Kerne in einer Zelle vollkommen richtig beschrieben und abgebildet, aber doch meine ich, dass in der Fig. 12 seiner Abhandlung wenigstens ein Theil der abgebildeten kernähnlichen Körper als Carotinniederschläge gedeutet werden muss. Er selbst hat schon einigen Zweifel gehegt, denn er theilt mit, dass in älteren Zellen der Alge so viele Kerne und von so verschiedener Grösse anwesend waren, dass er meinte, Oeltropfen oder Gerbstoffbläschen vor sich zu haben. Auch findet er die Kerne hauptsächlich in der Nähe der Chromatophoren.“

„In jedem grünen Pflanzentheil, welcher ganz wie die *Sphaeroplea annulina* behandelt ist, kann man kleinere und grössere Körperchen beobachten, welche man für Kerne halten könnte. Mir stand keine *Sphaeroplea annulina* zur Verfügung, aber ich habe andere Objecte, welche mit Fluorwasserstoffsäure, Salzsäure oder Weinsäure behandelt waren, so wie es Rauwenhoff that, mit Hämatoxylin gefärbt und beobachtet, dass die in der Säure gebildeten Kryställchen und Körperchen sich dunkler färben wie das übrige Gewebe. Auch gibt zum Beispiel eine *Cladophora* oder eine *Vaucheria* nach Behandlung mit verdünnter Säure ein Bild, welches der Fig. 12 von Rauwenhoff auffallend ähnlich ist“.

Diesen ganzen Anfall nun glaube ich gleich ablehnen zu können mit den eigenen Worten der Verfasserin, worin sie in der Einleitung der Abhandlung ihre Untersuchungen motivirt. Ich lese daselbst (Seite 205) . . . „die meisten Forscher sind bei ihren Untersuchungen dieses Gegenstandes zu verschiedenen Resultaten gelangt. Dies rührt ohne Zweifel zum grossen Theil daher, dass fast niemals die verschiedenen Untersucher sich mit Farbstoffen aus denselben Pflanzen oder Pflanzentheilen beschäftigten, so dass ein Vergleich mit den Resultaten anderer von vorne herein fast immer ausgeschlossen war“.[1])

Hieraus folgt nothwendig, dass, weil der Verf., wie sie gesteht, keine *Sphaeroplea annulina* zur Verfügung stand, ein Vergleich ihrer Resultate mit den meinigen von vorne herein ausgeschlossen ist. Also weder, dass ich das Vorkommen vieler Kerne in einer Zelle vollkommen richtig beschrieben und abgebildet, noch dass in meiner Fig. 12 ein Theil der abgebildeten kernähnlichen Körper als Carotinniederschläge gedeutet werden muss, ist Verf. im Stande darzuthun. Desgleichen beweiset es nichts, zu sagen, dass *Cladophora* oder *Vaucheria,* nach Behandlung mit verdünnter Säure, ein meiner Fig. 12 auffallend ähnliches Bild geben, wenn man das Bild von *Sphaeroplea* selbst niemals gesehen hat.

Ich könnte es hierbei lassen und auf ein so leichtsinniges Urtheil nicht weiter achten. Ich will jedoch, der Höflichkeit gemäss, in wenigen Worten zeigen, dass Verf. sich geirrt hat und nur aus oberflächlicher Lesung meiner Abhandlung (wo nicht aus dem Farbenton der Fig. 12) und aus Mangel an Kenntniss der *Sphaeroplea* zu ihrer geäusserten Meinung gekommen sein muss.

Ihre Behauptung glaubt Verf. zu gründen auf meine Abhandlung. „Er selbst“, sagt sie, „hat schon einigen Zweifel gehegt, denn er theilt mit, dass in älteren Zellen der Alge so viele Kerne und von so verschiedener Grösse anwesend waren, dass er meinte, Oeltropfen oder Gerbstoffbläschen vor sich zu haben.“ Allerdings habe ich anfangs gezweifelt und dies auch ehrlich gesagt, aber gleich darauf folgen lassen, wie durch weitere Untersuchungen für mich der Zweifel ganz hinweggenommen und die Kernnatur der fraglichen Körperchen deutlich geworden. Dies hätte Verf. in meiner Abhandlung lesen und unparteiisch ebenso citiren sollen. Da sie es

---

1) Ich cursivire.

nicht gethan, erlaube ich mir den betreffenden Passus hier wörtlich einzuschalten[1]):

„. . . dans quelques cellules de filaments adultes de *Sphaeroplea* j'ai trouvé, bien que l'aspect des anneaux n'eut guère changé, des noyaux si nombreux et de dimensions si différentes, que j'hésitai longtemps à les reconnaître comme tels. N'était-il pas possible que les gouttelettes d'huile, contenues dans le protoplasma, eussent également absorbé la matière colorante? A cela, toutefois, on pouvait répondre que ces gouttelettes luisantes et réfractant fortement la lumière ne se présenteraient sans doute pas avec les mêmes teintes que les noyaux cellulaires durcis; or, entre les corpuscules colorés il y avait bien différence de taille, mais aucune différence de teinte ne s'y laissait constater. Lorsque j'eus reçu l'intéressant mémoire de M. Pfeffer: „Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen" (Untersuchungen a. d. botan. Inst. in Tübingen T. II) et que j'y eus vu que les vésicules de tannin possèdent par excellence le pouvoir d'absorber la matière colorante, l'idée me vint que peut-être ces vésicules avaient part à la coloration de mes préparations. En conséquence, j'examinai les cellules du *Sphaeroplea* à ce point de vue spécial, mais, ni avec les sels de fer, ni avec le bichromate de potasse, ni avec le réactif recommandé postérieurement par M. Moll (Maandblad v. Natuurwetenschappen T. XI, p. 27) je n'y pus déceler la présence du tannin.

„De nouvelles recherches vinrent d'ailleurs confirmer mon idée primitive, que les objets en question étaient réellement des noyaux. Je les reconnus pour tels à l'aide de différentes matières colorantes. Avec le picro-carmin ils devenaient rouges (fig. 12), avec la picronigrosine rouge brunatre, tandis que le plasma prenait une teinte bleu sale (fig. 13); avec l'hématoxyline ils se coloraient en bleu (fig. 23). Et lorsque je les étudiai par les moyens optiques les plus perfectionnés, savoir, à l'aide du nouvel objectif apochromatique à immersion homogène de Zeiss, possédant un angle d'ouverture de 1.30 et une distance focale de 2.0, je trouvai dans plusieurs de ces noyaux des nucleoles, et aussi, dans quelques-uns, des états de division, comme le montre la fig. 23. La comparaison avec d'autres préparations m'apprit, que les cas dont il s'agit représentaient un premier stade du processus de la formation des spermatozoïdes."

---

[1]) Meine Abhandlung ist holländisch erschienen in den natuurkundige Verhandelingen der Kon. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. Deel XXVI. 1887 und wörtlich übersetzt in französischer Sprache in Archives néerlandaises des Sciences exactes et naturelles, Tom. XXII, pag. 91—144. Harlem 1888. Ich citire den französischen Text (l. c. pag. 137), weil dieser wahrscheinlich besser wie der holländische von fremden Fachgenossen verstanden wird.

Vorstehendes genügt, nach meiner Ansicht, zur Widerlegung der Behauptung der Verf. und zum Beweise, dass die in Fig. 12 abgebildeten gelbrothen Körperchen keine Carotinniederschläge, sondern Zellkerne sind. Vielleicht aber ist Verf., die Lebensverhältnisse der *Sphaeroplea* nicht kennend, durch die merkwürdig rasche und grosse Vermehrung der Kerne in den Mutterzellen der Spermatozoïden irre geführt. Das Schicksal der Kerne der männlichen Zellen ist nämlich ein ganz anderes wie dasjenige der Oogonienkerne. Jeder Plasmaring einer männlichen Zelle wird zur Bildungsstätte für ein Heer von — bis etwa 100 — Spermatozoïden und von diesen enthält ein jedes schliesslich Kernsubstanz. Kein Wunder daher, dass die Kerne sich schnell und öfters vermehren. Heinricher hat (Ber. d. d. bot. Ges. I, S. 439) dies bei *Sphaeroplea* ebenso gefunden. Und was analoge Fälle bei anderen Thallophyten betrifft, so verweist er, nach Schmitz, auf die Sporenbildung von *Phyllosiphon.* Auch dabei vermehren sich die Zellkerne sehr reichlich und alsdann zertheilt sich der Protoplasmakörper in zahllose kleine längliche Körperchen, die Sporen, die je einen einzelnen Zellkern enthalten.

Verf. bemerkt weiter, dass ich die Kerne hauptsächlich in der Nähe der Chromatophoren gefunden. Das kann jedoch kein Beweis für ihre Behauptung sein. Auf die Lage der zusammengesetzten Chromatophoren mit ihren Pyrenoïden und Amylumheerden neben den Zellkernen mit ihren Nucleolen, dieser beiden merkwürdigen Organe des Protoplasmas (über deren Beziehung zu einander die Schrift von Fr. Schmitz über „Die Chromatophoren der Algen" nachzulesen ist), ist hauptsächlich bei den vegetativen und oogenen Zellen von *Sphaeroplea,* in welchen beide lebenslang functioniren und sich vermehren, Acht zu geben. In den männlichen Zellen dagegen, worüber unsere Controverse geht, vermindert sich die Zahl der Chromatophoren allmählich und zuletzt verschwinden diese ganz, während die Zellkerne sich vervielfältigen, und, in der Zelle gleichmässig zertheilt, die Centra kleiner, abgesonderter, ellipsoidischer Plasmakörper, der zukünftigen Spermatozoïden, bilden. In den Figuren 7—10 meiner Abhandlung habe ich diese Entwicklungsstufen abgebildet.

Utrecht, Mai 1900.

N. W. P. Rauwenhoff.

Ueber Stärke corrodirende Pilze und ihre Beziehung zu Amylotrogus Roze.

Von

F. H. Billings.

Hierzu Tafel XI und XII.

Fascikel 2, Band XIII des „Bulletin de la Société Mycologique de France“ enthält eine Abhandlung von Herrn E. Roze, in welcher fünf Species von Amylotrogus beschrieben und abgebildet und die Methoden für ihre Cultur angegeben sind.

Amylotrogus ist nach Roze ein sehr reducirter mikroskopischer Myxomycet, welcher ausser einem sehr kleinen Plasmodium keine Verbreitungsorgane besitzt.

Er ist leicht zu erkennen an der rothen oder röthlich-violetten Farbe auf corrodirten Stärkekörnern der Kartoffel und wird als eine Begleiterscheinung bei Verwundungen oder Angriffen des Mycels durch Hyphomyceten beschrieben, hauptsächlich der durch Oospora scabies Thaxter.

Die einzelnen Arten unterscheiden sich entweder durch die Gestalt des Plasmodiums oder durch die Art der Corrosion, während die zwei Unterabtheilungen sich durch die Intensität der Corrosion auszeichnen, ob dieselbe sich nur auf die Oberfläche ausdehnt, oder ob sie bis in das Innere des Stärkekorns vordringt.

Die erste Abtheilung enthält die zwei Arten A. lichenoides und A. vittiformis, beide Oberflächenformen. Der erste verursacht unregelmässige Corrosionsflächen, der zweite regelmässig begrenzte Bänder, welche mit einander anastomosiren können. Die zweite Abtheilung ist gebildet von den Arten A. filiformis, A. discoideus und A. ramulosus, welche alle drei in das Innere der Stärkekörner vordringen sollen.

A. filiformis ist charakterisirt durch ein zugespitztes Plasmodium, welches unverzweigte fadenförmige Kanäle bildet.

Das Plasmodium von A. discoideus, welches einen bedeutenden Durchmesser hat, beginnt als eine kleine Scheibe auf der Oberfläche des Stärkekorns und bildet schliesslich einen weiten Hohlraum, dessen Wände quergestreift oder gewellt sind.

A. ramulosus, die gemeinste von den fünf Arten, besitzt ein verzweigtes Plasmodium von mittlerem Durchmesser, aber oft bedeutender Länge. Er erscheint jedenfalls zuerst als eine kleine Scheibe, von welcher einige weitere Scheibchen ausstrahlen können, wobei die

Form einer Rosette zu Stande kommt. Hier kann der Process aufhören. Häufig aber dringt das Plasmodium direct in das Innere vor, verzweigt sich und anastomosirt zuweilen mit anderen Plasmodien, so dass schliesslich das ganze Stärkekorn von denselben erfüllt ist.

Roze bespricht dann die Litteratur über A. ramulosus, hauptsächlich die Abhandlungen von Harting[1]) und Schacht[2]). Harting's Abhandlung enthält nichts, was für die vorliegende Arbeit von Wichtigkeit ist, weshalb nicht weiter darauf eingegangen werden soll. In der Abhandlung Schacht's zeigen besonders Fig. 9 und 12 auf Tafel IX und Fig. 1*s* auf Tafel X ziemlich gut die Eigenschaften des A. ramolosus, doch ist es möglich, aber kaum wahrscheinlich, dass die Hyphen von Oidium violaceum in die Hohlräume hineinwachsen, die schon von einem anderen Parasiten, zum Beispiel von einem Plasmodium, gebildet wurden. Die von Roze angestellten Versuche, eine Infection von gesunden Stärkekörnern durch kranke in mikroskopischen Culturen zu Stande zu bringen, haben nur negative Resultate geliefert. Er bekam erst eine Infection bei grossen Culturen, versicherte sich jedoch zuerst, dass die corrodirten Theile der Kartoffelknollen eine genügend grosse Anzahl der Stärkekörner enthielten, die mit A. ramulosus behaftet waren, und dann setzte er in kleine Hohlräume des inficirten Materials Stärkekörner aus einer gesunden Kartoffel.

Nachdem er das Ganze in eine feuchte Kammer gesetzt hatte, entwickelten sich darauf verschiedene Mucedineae, aber ohne auf ihr Vorhandensein Rücksicht zu nehmen, fand er nach Verlauf von drei Wochen, dass nahezu alle gesunden Stärkekörner von dem Plasmodium des A. ramulosus befallen waren. Er findet auch, dass in einigen Fällen die Hyphen direct aus den Corrosionsstellen hervorkommen. Diese betrachtet er als Parasiten des Plasmodiums.

Da eine mikroskopische Infection von gesunden Stärkekörnern durch kranke noch nicht beobachtet, auch die Natur des isolirten Plasmodiums noch nicht genau bestimmt worden war, wurde dem Autor durch Prof. Thaxter die Aufgabe zu Theil, wenn möglich, den wirklichen Charakter des Genus Amylotrogus zu untersuchen und Infectionen in mikroskopischen Reinculturen anzustellen.

---

1) Recherches sur la Nature et les Causes de la Maladie des Pommes de Terres en 1845. Institut des Pays-Bas 1846.

2) Bericht an das königliche Landesökonomie-Collegium über die Kartoffelpflanze und deren Krankheiten. Berlin 1856.

Das Material bestand in Kartoffeln, die auf verschiedenen Märkten beschafft worden waren, von denen hauptsächlich solche, die von Würmern angebohrt oder von Oospora scabies befallen waren, zur Verwendung kamen. Verwundungen, die vor dem Ausgraben der Kartoffel verursacht worden waren, lieferten meistens eine fruchtbare Quelle für die Untersuchung. Die ersten Corrosionen rührten von Oospora her, zugleich aber wurde das Eindringen von A. ramulosus in die Stärkekörner beobachtet, der durch seine röthlich-violette Farbe kenntlich war, aber man konnte weder die Spur eines Plasmodiums, noch die einer Hyphe beobachten. Einige von diesen inficirten Stärkekörnern wurden nun mit Hilfe von spitzigen Pipetten isolirt und jedes von ihnen in eine vanTieghem-Zelle, d. h. in einen hängenden Tropfen gebracht. Von den in grosser Anzahl auf diese Weise hergestellten Culturen lieferte ungefähr $^1/_4$ Resultate, aber anstatt eines Plasmodiums erschienen auf den corrodirten Theilen Hyphen von oft bedeutender Länge, von denen zwei Exemplare auf Tafel XI, Fig. 1—2 und 3—5 abgebildet sind. Fig. 1 und 3 zeigen Stärkekörner in dem Zustand, in dem sie waren, als sie in den hängenden Tropfen eingeführt wurden, während in den Fig. 2 und 4—5 das in bestimmten Zeiträumen eingetretene Wachsthum der Hyphen veranschaulicht wird.[1])

Das frisch aus den Kartoffeln genommene Material wurde bei sehr starker Vergrösserung untersucht und dabei häufig Mycelstücke gefunden, welche in Höhlungen lagen, die sie nicht ganz ausfüllten.

Als Material für das weitere Wachsthum benützte der Pilz die Stärke des Korns. Das Wachsthum in den Höhlungen aber war gewöhnlich so gering, dass es nicht wahrgenommen werden konnte. Wenn aber ausgedehntes Wachsthum stattfand, wuchsen die Hyphen im Stärkekorn weiter, indem sie ein mehr oder weniger ausgedehntes Netzwerk von Fäden bildeten, bis das Innere vollständig aufgezehrt war, so dass die unter sich verschlungenen Hyphenmassen die ursprüngliche Gestalt des Stärkekorns zeigten. (Fig. 10.) Auf diese Weise wurden inficirte Stärkekörner von Kartoffeln, die auf verschiedenen Standorten gewachsen waren, in hängenden Tropfen cultivirt. Aber so oft ein weiteres Wachsthum bemerkt wurde, war es das eines Pilzes und nicht das eines Plasmodiums. Dabei fiel es jedoch auf, dass vorher fast niemals Stücke eines Mycels aus den gebildeten Höhlungen hervorragten.

---

1) Wegen ihrer bedeutenden Länge wurden nur die ersten Stadien abgebildet.

Die folgenden Versuche jedoch zeigten, dass sogar in ganz frischem Material die Hyphen gewöhnlich an der Ausmündung der Höhlungen abbrachen, oder aber sich ganz aus denselben herausziehen liessen.

Diese Resultate führten natürlich zu dem Schluss, dass Pilze, welche aus den Corrosionen erhalten wurden, jedenfalls auch anderweitig ähnliche Erscheinungen hervorbringen könnten. Um dies zu beweisen, wurde eine Anzahl von Stärkekörnern aus dem Innern einer gesunden Kartoffel genommen, in Formalin, dann in sterilisirtem Wasser gewaschen und zuletzt in den hängenden Tropfen einer van Tieghem-Zelle gebracht, worauf ein inficirtes Stärkekorn zugegeben wurde. Alle vereinigten sich an der gewölbten Stelle des Tropfens, wodurch das inficirte Korn stets mit den gesunden in Berührung kam. In dieser Weise wurde eine grosse Anzahl von Culturen angelegt und es sollen im Folgenden die dabei gewonnenen Resultate beschrieben werden. In Fig. 6 ist das inficirte Korn gezeichnet, bevor es in die Cultur eingesetzt wurde. Fig. 7 zeigt das Wachsthum der Hyphe nach Verlauf von 18 Stunden, dabei sind jedoch die gesunden Körner nicht mit abgebildet. In Fig. 8 sind fünf Hyphen zu sehen, die aus dem corrodirten Innern hervorkommen. Hier ist auch schon ein bedeutendes Wachsthum im Innern des Stärkekorns eingetreten. Von zwei der äusseren Fäden gehen Zweige aus, welche an drei gesunden Stärkekörnern Corrosion verursachen, die zunächst als röthliche Scheibchen wahrnehmbar sind, von denen eines bereits vier seitliche aufweist, so dass die Form einer Rosette zu Stande kommt, genau das gleiche, was Roze als die Anfangsstadien einer Infection von A. ramulosus-Plasmodien beschrieb. Würde der Pilz entfernt, so wären ähnliche Erscheinungen zu beobachten, wie er sie in Fig. 14 abgebildet hat. Fig. 9 zeigt das Wachsthum nach 2³/₄ Tagen, wo schon die Radien der Rosette tief in das Innere des Stärkekorns vorgedrungen sind. In Fig. 10 ist die Ausdehnung der Hyphen nach 8³/₄ Tagen wiedergegeben. Jetzt sind auch schon einige neue Rosetten gebildet, während die ursprünglichen Theile Erscheinungen zeigen, wie sie Roze für A. ramulosus angibt. Das zuerst inficirte Stärkekorn, das in die Cultur eingesetzt worden war, ist jetzt fast vollständig von Hyphen erfüllt. Fig. 11 weist die Entwickelungsstadien nach weiteren sieben Tagen auf und man ersieht daraus, dass alle Charaktere der Species A. ramulosus von einem Pilzmycel hervorgebracht werden können. Auf diesem Punkte der Entwickelung war an dem Pilz noch keine Neigung zur Sporenbildung zu bemerken, wesshalb Plattenculturen mit inficirten Stärkekörnern angelegt wurden.

Sobald das Mycel die Oberfläche des Culturmediums genug überwachsen hatte, wurden Stückchen des Mycels in Glasröhren auf Kartoffelagar übertragen. Auf diese Weise wurden bald zwei Pilze erkannt. Einer derselben producirte zweizellige Sporen in grosser Menge, welche als dem Hyphomyceten Trichocladium asperum zugehörig erkannt wurden. Die aus einer solchen Reincultur erhaltenen Sporen wurden nun mit einigen Stärkekörnern einer gesunden Kartoffel in den hängenden Tropfen einer van Tieghem-Zelle zusammengebracht. Die Sporen keimten bald und die Hyphen drangen in die Stärkekörner ein, wo sie die für A. ramulosus charakteristischen Corrosionen erzeugten (Fig. 14 und 15). Die nächste Aufgabe war nun, die Erscheinungen des A. ramulosus an der Kartoffel selbst zu verursachen. Zu diesem Zweck wurden einige Tuben mit feuchter Baumwolle durch wiederholtes Erhitzen im Dampf vollständig sterilisirt. Eine gesunde Kartoffel wurde dann in Formalin gewaschen, aufgeschnitten und aus dem Innern mit einem sterilisirten und noch heissen Messer eine dünne Scheibe ausgeschnitten, die dann ganz in eine von den Tuben gebracht wurde, so dass die feuchte Baumwolle in enge Berührung mit seinem unteren Theile kam. Diese Einrichtung soll im Folgenden als Kartoffelscheibentubus bezeichnet werden. Dann wurden Sporen von Trichocladium asperum aus der Reincultur auf die Kartoffel im Tubus übertragen. Nachdem der Pilz kräftig genug gewachsen war, wurden Theile der Scheibe abgeschabt und einige von den so erhaltenen Stärkekörnern auf einen Objectträger in Wasser gebracht. Eine grosse Anzahl von inficirten Stärkekörnern zeigte die für A. ramulosus charakteristischen Corrosionen, jedoch keine oder nur wenige Hyphen, die von den corrodirten Stellen ausgingen. Diese letzte Erscheinung kann auf keine andere Weise verursacht worden sein, als dass durch die Gewalt, mit der die Stärkekörner von der Kartoffel entfernt worden waren, wie schon oben erwähnt, die Hyphen abgerissen worden waren. Fig. 12 und 13 zeigen Stärkekörner aus einer solchen Cultur. Fig. 16 stellt die Abbildung eines Originalpräparats von A. ramulosus von Roze dar und zeigt die völlige Uebereinstimmung mit der Corrosion unseres Pilzes.

Der zugleich auf den Culturplatten mit Trichocladium asperum erhaltene Pilz erzeugte keine Sporen. Ich versuchte ihn zum Fructificiren zu bringen, indem ich ihn im Grossen auf sterilisirten Pferdemist cultivirte, den ich allmählich austrocknen liess. In seinem Habitus glich er vollständig einer Pferdemistcultur von Chaetomium crispatum, so dass ich ihn als Chaetomium bezeichne. Er wuchs sehr üppig auf Kartoffelagar und war leicht rein zu erhalten durch Uebertragen der Mycelspitzen. Versuche damit wurden in der Weise ausgeführt, dass eine grosse Anzahl von Mycelenden mit einigen gesunden Stärkekörnern, die auf die oben beschriebene Weise sterilisirt und gewaschen worden waren, in eine van Tieghem-Zelle gebracht wurden. Bald wurden auch die Stärkekörner von den Hyphen durchdrungen auf eine Art, die sich von den Corrosionserscheinungen von Trichocladium nicht unterschied. (Fig. 1 und 2, Taf. XII.) Fig. 3—6 zeigen von einem Tag zum anderen Stadien, die den fortschreitenden Corrosionsprocess in einem einzelnen Stärkekorn veranschaulichen. Fig. 3 zeigt die Scheibchen, die drei anderen die Verzweigungen; alles typische Erscheinungen für A. ramulosus.

Chaetomium crispatum zeigt auch Corrosionen, die von Reinke[1]) abgebildet wurden und die den oben beschriebenen ähnlich sind. Es scheint jedoch nach Schacht's Beobachtungen, dass noch ein anderer Pilz die Erscheinung des A. ramulosus verursacht. Er ist Oidium violaceum und die von diesem Pilz hervorgerufenen Erscheinungen, die auf Tafel 9 und 10 seiner Abhandlung abgebildet sind, wurden schon erwähnt.

Die Resultate der verschiedenen Untersuchungen zeigen unzweifelhaft, dass die Ursache der Corrosion der Kartoffelstärke durch A. ramulosus bei den Pilzen und nicht bei den Myxomyceten gesucht werden muss und liefert keinen Beweis, dass ein Plasmodium, welches dazu in Beziehung steht, überhaupt existirt.

Beim Suchen nach inficirtem Material fand ich eine Kartoffel, die einen grossen Hohlraum enthielt, in welchem die Entwickelung eines bedeutenden Pilzmycels beobachtet wurde. Eine Untersuchung der Stärkekörner in der Nähe des Mycels zeigte nicht nur die gewöhnlichen Corrosionserscheinungen, die für die Pilze beschrieben wurden, sondern auch feine unverzweigte, zugespitzte Kanäle, die genau dem Amylotrogus filiformis entsprachen. Auch hier waren keine hervorragenden Hyphen zu sehen, welche auf die Thätigkeit eines Pilzes hindeuteten, was jedoch nichts beweist, da dies ja auch bei A. ramulosus der Fall war, wenn derselbe von Reinculturen auf Kartoffel entnommen worden war. Zugleich mit A. filiformis wurden auch Kanäle von grossem Durchmesser mit quergestreiften und gewellten Wänden gefunden, die zu einer dritten Art von Amylotrogus zugehörig erkannt wurden, nämlich zu A. discoideus. Ausserdem traten noch

---

1) A. Reinke und G. Berthold, Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze. (Untersuchung aus dem botanischen Laboratorium der Universität Göttingen.)

andere Corrosionserscheinungen auf, die jedoch erst weiter unten betrachtet werden sollen. Die Verschiedenheit der Sporen, die in den verfaulten Theilen der Kartoffel gefunden wurden, deuteten auf verschiedene Arten von Pilzen hin. Daher wurde eine Anzahl von Plattenculturen angelegt, wobei fünf Pilze auftraten, die dann in Tuben mit Kartoffelagar übertragen und weiter cultivirt wurden. Nachdem sie rein erhalten waren, wurde der Pilz mit den kleinsten Sporen und Hyphen für den weiteren Versuch ausgewählt, da es sehr wahrscheinlich war, dass die oben erwähnten fadenförmigen Corrosionen von diesem herrührten. Nach meinen Erfahrungen mit A. ramulosus hielt ich es für selbstverständlich, dass die anderen Corrosionen wahrscheinlicher von einem Pilz, als von einem Plasmodium herrührten, wartete jedoch die weitere Entwickelung ab, um diese Ansicht zu bestätigen oder zu widerlegen.

Stärkekörner aus einer gesunden Kartoffel wurden, nachdem sie in Formalin gewaschen worden waren, mit dem Pilze in eine van Tieghem-Zelle gesetzt; die auf diese Weise angelegten Culturen gaben jedoch keine Resultate, denn die Hyphen wuchsen immer an den Stärkekörnern vorbei, ohne in sie einzudringen. Um dies zu verhindern, stellte ich Kartoffelagar her, welche nur einen sehr geringen Gehalt von Nährstoffen enthielt, und mit diesem mischte ich eine grosse Menge von sterilisirten Stärkekörnern.

Eine Anzahl von van Tieghem-Zellen wurde nun in der Weise hergerichtet, dass diese Mischung von Agar und Stärkekörnern an Stelle des Wassertropfens verwendet wurde. An einer Seite des Agar wurde der Pilz eingeimpft und die Hyphen wuchsen nach einigen Tagen quer hindurch, wobei sie vielen Körnern, die fest fixirt waren, begegneten.

Dieses Schema entsprach am meisten den Bedingungen, wie sie in der Kartoffel selbst vorhanden sind, wo die natürlichen Säfte das Nährmedium darstellen und die Stärkekörner durch die Zellwände in ihrer Stellung festgehalten werden.

Bald traten auch Kanäle auf und obgleich sie nicht so zahlreich waren wie bei Trichocladium und Chaetomium, so war es doch zweifellos, dass dieser Pilz, vielleicht eine Oospora, die Ursache der Corrosion sowohl des zugespitzten und fadenförmigen A. filiformis, wie auch der grössten der Species des A. discoideus war. Fig. 7, Taf. XII zeigt einen Fall der Corrosion von A. filiformis. Die äussere Hyphe wurde an der Stelle, wo sie in Berührung mit dem Stärkekorn kam, kleiner im Durchmesser und nahm ihren Weg in das

Innere des Korns, in dem sie einen engen, röthlich-violetten, zugespitzten Kanal bildete. Daraus entstanden alle Stadien von Corrosionen bis zu denen des grossen A. discoideus. (Fig. 8, Taf. XII.) In Fig. 9 ist ein Stärkekorn gezeichnet, in welchem die Hyphe vollständig durchgewachsen und in seinem ganzen Verlauf vollständig sichtbar war. Bald trat an einem Ende des Kanals Querstreifung auf, und in Fig. 10, die ein Stadium zehn Tage später darstellt, war sie der ganzen Länge des Kanals nach sehr deutlich und der vergrösserte Durchmesser desselben zeigte, dass die Hyphe einen corrodirenden Einfluss selbst in grösserem Umkreise ausgeübt hatte, wobei das Ferment, das ungleichmässig auf die verschiedenen Lagen des Stärkekorns eingewirkt hatte, die Unebenheiten auf der Wand der Höhlung verursachte.

Einen ähnlichen Effect beobachtete ich bei der Einwirkung der Fermente von Bacterien. Fig. 11 und 12 veranschaulicht andere Beispiele der Veränderungen durch A. discoideus, die von diesem Pilz herrühren. Versuche über das Wachsthum des Pilzes wurden zunächst in einem Tubus mit Kartoffelscheiben angestellt. Nachdem er aus einer Reincultur auf Agar übertragen und zwei oder mehr Wochen dem Wachsthum überlassen worden war, wurde die Kartoffel untersucht. Viele Stärkekörner zeigten Corrosionen von A. filiformis und A. discoideus. (Fig. 14, 15 und 16.) Aehnliche später angelegte Culturen ergaben stets das gleiche Resultat. Ein anderer der Pilze, der auf den Plattenculturen isolirt wurde, erwies sich als ein unbekannter, unbestimmbarer Hyphomycet, der kein weiteres Interesse bietet, ausgenommen die Thatsache, dass er die charakteristischen Corrosionserscheinungen des A. discoideus hervorrief. Fig. 16 zeigt breite, scheitelförmige Corrosionen und seichte Vertiefungen, wie sie für A. discoideus besprochen und von Roze in Fig. 8 abgebildet wurden.

In Fig. 17 und 18 sind andere Arten von Corrosionen wiedergegeben.

Wie in dem Falle von A. ramulosus, so sind auch hier zweifellos die Corrosionen, die durch das Plasmodium von A. filiformis und A. discoideus verursacht sein sollen, durch Pilzhyphen zu Stande gekommen und Roze selbst würde sicherlich zu dem gleichen Schluss gekommen sein, wenn er sich auch die einzelnen Pilze durch Reinculturen isolirt hätte. Im Folgenden sollen die Species A. lichenoides und A. vittiformis betrachtet werden, obgleich meine Resultate mit denselben zufällig nicht ganz so zufriedenstellend waren, wie mit den tiefeindringenden Formen.

Seichte Oberflächencorrosionen, die in mikroskopischen Culturen stattfanden, unmittelbar unter dem corrodirenden Organismus zu sehen, wäre natürlich schwierig, wenn nicht unmöglich, und da in den van Tieghem-Zellen nichts beobachtet werden konnte, so war ich gezwungen, Versuche mit Kartoffelscheibentuben anzustellen.

Um zu einem sicheren Resultate zu gelangen, wurden eine grosse Anzahl Parallelversuche angestellt und ein Schluss wurde erst gemacht als alle Resultate aus den einzelnen Versuchen vollständig übereinstimmten.

Das Material für A. vittiformis fand ich nur einmal in grösserer Menge; die Corrosionen rührten damals von oberflächlich aufgelagerten Hyphen her. Spuren eines Plasmodiums konnte ich jedoch nicht wahrnehmen. In einer Reincultur auf Kartoffelscheiben jedoch erzeugte derselbe Pilz, welcher die grubenförmigen Vertiefungen verursachte, die in Fig. 16 gezeigt sind, auch die langgestreckten Corrosionen, die in Fig. 20 abgebildet sind. Diese aber waren nur als ganz geringe Eindrücke auf der Aussenseite des Stärkekorns zu bemerken, wie sie auch Roze in Fig. 3, 4 und 5 angibt. Die dabei auftretende röthlich-violette Farbe ist jedoch nicht dem Pilze eigen, sondern rührt von Verletzungen her, wie sie durch Corrosion oder durch Abreiben zu Stande kommen, seien nun diese innerlich oder äusserlich. Die zwei Arten von Corrosionen, die Roze in Fig. 3 wiedergibt und von denen er schreibt, dass sie zwei verschiedene Stadien in der Entwickelung des Plasmodiums darstellen, sind gleich denen von Fig. 16 und 20 (ohne Rücksicht auf die gestreifte Vertiefung bei Fig. 16).

A. lichenoides konnte ich aus den Zeichnungen von Roze erst dann erkennen, als ich einige typische Erscheinungen der Species an einer der europäischen Exsiccaten gesehen hatte. Diese Körner zeigten nicht die körnige Oberfläche, wie sie Roze in Fig. 1 und 2 zeigt, sondern nur Corrosionen, die denen von Fig. 16 ähnlich waren, jedoch grösser und von unregelmässigen Umrissen. Diese Erscheinung wurde durch die corrodirende Thätigkeit der Oospora asperula Saccardo verursacht, nachdem sie einige Zeit in einem Tubus mit Kartoffelscheiben gewachsen war. (Fig. 19 zeigt ein Stärkekorn aus einer solchen Cultur.)

Unzweifelhaft sind es andere Pilze, die die Oberfläche der Stärke in dieser Weise corrodiren konnten. Sicher ist, dass die verschiedenen Erscheinungen, die durch die Arten von Amylotrogus auf Kartoffelstärkekörnern hervorgerufen werden sollen, von Pilzhyphen und wahrscheinlich nur von diesen erzeugt werden können, wenn nicht das Vorhandensein und die Thätigkeit von Amylotrogus Plasmodien endgiltig nachgewiesen werden kann.

Die folgenden Pilze, die von faulenden Kartoffeln genommen und isolirt worden waren, wuchsen leicht in Reinculturen auf Agar und erzeugten ebenfalls Corrosionen an Stärke.

Stysanus stemonitis corrodirte Stärkekörner in sehr eigenthümlicher Weise, wenn man ihn in Tuben mit Kartoffelscheiben zog. Die Corrosionen waren feiner und bedeutend mehr verzweigt, als die von Trichocladium und Chaetomium und zeigten selten hervorragende Hyphen (Fig. 21, 22 und 23). Eine Art von Fusarium verursachte Corrosionen, die in Fig. 24, 25 und 26 abgebildet sind, bei denen Pilzfäden oft in den Vertiefungen wahrgenommen werden konnten.

Eine der merkwürdigsten Arten von Corrosionen ist die eines Coromium (Fig. 27). Der Pilz hat auf das Stärkekorn eine auflösende Wirkung ausgeübt, welche sich nahezu auf die ganze Oberfläche gleichmässig ausdehnte und die Stärke einer Kartoffelscheibe im Laufe eines Monats vollständig verschwinden liess. Die in Fig. 27 abgebildeten Körner wurden 19 Tage nach der Uebertragung des Pilzes auf die Kartoffel gezeichnet. Fig. 28—30 zeigen die Einwirkung von Bacterien (wahrscheinlich des Kartoffelbacillus) auf Stärke. Diese gleichen den Abbildungen von Reinke[1]) durchaus nicht. Zuerst beobachtete ich die Corrosionen in einer unreinen Cultur auf Agar und an Stärkekörnern in einer van Tieghem-Zelle. Eine auffallende Erscheinung dabei war, dass die Bacterien auf dem Agar hier und da in kleinen Kolonien auftraten. Diejenigen, die um die Stärkekörner gelagert waren, vermehrten sich schneller und zwar auf Kosten der Stärke. Dabei begann aber statt einer Corrosion der ganzen Oberfläche, wie es hätte erwartet werden sollen, die Auflösung an einem oder mehreren Punkten und dehnte sich auf das Innere aus, indem sie eine tassenförmige Höhlung bildete. Die Stärkekörner von Fig. 28 und 29 waren in dem Agar eingebettet. Das Korn in Fig. 30 war aus einem Kartoffelscheibentubus genommen, in welchem nach Verlauf von drei Wochen eine Reincultur des Bacillus angelegt worden war.

Erklärung der Tafeln.

Die Corrosionen erstrecken sich im Allgemeinen in das Innere der Stärkekörner, wenn nichts anderes bemerkt ist.

---

1) loc. cit., auch Reinke's Lehrbuch S. 71.

Tafel XI.

Fig. 1. Corrodirtes Stärkekorn, welches später den Ausgangspunkt für eine Hyphe bildet.
" 2. Wachsthum des Pilzes nach 12 Stunden.
" 3, 4 und 5. Corrodirte Stärke mit dem Wachsthum des Pilzes nach 18 und 26 Stunden.
" 6. Inficirtes Stärkekorn, bevor es mit gesunden in eine van Tieghem-Zelle gesetzt wurde.
" 7. Dasselbe nach 18 Stunden.
" 8. Dasselbe nach zwei Tagen. Fünf Hyphen sind sichtbar, von denen zwei mit ihren Verzweigungen in gesunde Stärkekörner eindringen. Die beiden scheibenförmigen Vertiefungen und die Rosette sind für Amylotrogus ramulosus charakteristisch.
" 9. Dieselben nach $2^3/_4$ Tagen.
" 10 und 11. Weiter vorgeschrittene Stadien. A. ramulosus-ähnliche Corrosionen treten auf. Das ursprüngliche Korn ist nahezu mit Hyphen erfüllt. (Fig. 10 nach $3^3/_4$ Tagen; Fig. 11 nach 7 Tagen.)
" 12 und 13. Corrosionen durch Hyphen von Trichocladium asperum aus einem Kartoffelscheibentubus.
" 14 und 15. Keimende Sporen von Trichocladium asperum, welche Corrosionen wie Amylotrogus ramulosus hervorrufen. (Aus einer Reincultur in einer van Tieghem-Zelle.
" 16. Corrodirtes Korn aus einem Originalpräparat des A. ramulosus von Roze.

Tafel XII.

Fig. 1 und 2. A. ramulosus-ähnliche Corrosionen von Chaetomium sp. aus einer Reincultur des Pilzes in einer van Tieghem-Zelle herrührend.
" 3, 4, 5 und 6. Stadien von vier aufeinanderfolgenden Tagen mit der Entwickelung der Corrosionen von Chaetomium sp.
" 7. Corrosionen, wie von Amylotrogus filiformis. Aus der Reincultur eines Oospora-ähnlichen Hyphomyceten in mit Stärkekörner gemischtem Agar.
" 8. Weitere Corrosion desselben Pilzes.
" 9 und 10. Zwei Stadien der Corrosion desselben Pilzes 10 Tage später. Fig. 10 zeigt die gestreiften und gewellten Kanäle, die für Amylotrogus discoideus charakteristisch sind.
" 11 und 12. Corrosionen desselben Pilzes aus einem Gemisch von Agar und Stärkekörnern.
" 13, 14 und 15. Der gleiche Pilz auf Stärkekörnern aus einer Reincultur in einem Kartoffelscheibentubus. Corrosionen wie von A. filiformis und A. discoideus.
" 16. Corrosionen wie von A. discoideus durch einen unbekannten Hyphomyceten hervorgebracht. Aus einer Reincultur in einem Kartoffelscheibentubus.
" 17 und 18. Andere Corrosionen desselben Pilzes.
" 19. Seichte Oberflächencorrosionen wie von Amylotrogus lichenoides durch Oospora asperula Sacc. Aus einem Kartoffelscheibentubus.
" 20. Corrosion desselben Pilzes, die dem Amylotrogus vittiformis ähnlich ist.
" 21, 22 und 23. Corrosionen von Stysanus stemonitis.
" 24, 25 und 26. Corrosionen von einem Fusarium.
" 27. Oberflächen-Corrosionen durch Coremium sp. Nach 19 Tagen.
" 28 und 29. Corrosionen durch Bacterien an Stärkekörnern, die in Agar eingebettet waren.
" 30. Stärkekorn aus einem Kartoffelscheibentubus, in welchem die Bacterien drei Wochen lang gewachsen waren.

Das neue botanische Institut im Garten zu Peradeniya auf Ceylon.

Von

K. Giesenhagen, München.

Die Botanik gehört zu denjenigen Wissenschaften, für welche Forschungsreisen ein unabweisbares Bedürfniss bilden. Waren es ursprünglich nur Fragen der reinen Systematik, welche durch Besuche der Botaniker in fernen Ländern ihre Förderung fanden, so kamen seit Humboldt's Reisen pflanzengeographische Probleme hinzu und in der neueren Zeit sind auch morphologische, biologische und physiologische Fragen in Menge aufgetaucht, die ihre Lösung nur fern von Europa in anderen Himmelsstrichen finden können. Besonders ist es die üppige Vegetation der tropischen Gebiete, welche in reicher Fülle Fragen der genannten Art zur Lösung darbietet.

Der Pflanzenphysiologe und Biologe bedürfen aber für ihre Arbeiten eines umfangreicheren Apparates als der Systematiker und der Pflanzengeograph, die draussen nur das Material einsammeln, um es daheim zu verarbeiten. Gelegenheit zu mikroskopischen Arbeiten und zu Experimenten im Freien und im geschlossenen Raum müssen mit den dazu nöthigen Apparaten und Instrumenten an Ort und Stelle vorhanden sein. Nicht minder sind Sammlungen und eine Bibliothek, welche die wichtigste botanische Litteratur umfasst, kaum entbehrliche Hilfsmittel bei derartigen Arbeiten. Mit Rücksicht auf die Bedürfnisse der Pflanzenphysiologen und Biologen haben die botanischen Gärten in den Tropen, so weit sie Gelegenheit zu wissenschaftlichen Arbeiten darbieten, in der neueren Zeit eine besondere Bedeutung für die Wissenschaft erlangt. Obenan steht der botanische Garten in Buitenzorg auf Java mit seinen zahlreichen Laboratorien und umfänglichen Sammlungen, welcher jedem fremden Botaniker gastlich seine Pforten öffnet. Man kann in Hinblick auf die Zahl und Ausdehnung der mit dem buitenzorger Garten verbundenen Institute, auf die Zahl der wissenschaftlichen Hilfsarbeiter und auf die für den Betrieb verfügbaren Mittel den botanischen Garten in Buitenzorg geradezu als das erste botanische Institut der Welt bezeichnen. In den englischen Kolonien sind die botanischen Gärten seltsamer Weise meistens so gering dotirt, dass auch tüchtige Leiter aus ihnen nichts mehr machen konnten als Ziergärten mit einzelnen botanischen Raritäten für das breite Publikum, und es ist gewiss ein Zeichen von grosser Energie, wenn einzelne englische Botaniker in den Tropen wenigstens auf dem Gebiete der Floristik beachtenswerthe Leistungen aufweisen konnten.

Es ist deshalb wohl mit Freuden zu begrüssen, wenn gegenüber der traditionellen Auffassung der botanischen Gärten in den englischen Kolonien als Pleasure grounds mit wissenschaftlicher Verbrämung wenigstens an einzelnen Stellen die wissenschaftliche Bestimmung dieser Institute mehr in den Vordergrund gestellt wird, wie es neuerdings bei dem botanischen Garten in Peradeniya auf Ceylon durch die Erbauung eines Institutes für ernste wissenschaftliche Arbeit in allen Zweigen der Botanik geschehen ist.

Als der Erste, der in dem neugeschaffenen Institut mit wissenschaftlichen Dingen beschäftigt war, übernehme ich gerne die geringe Mühe, den deutschen Botanikern die neue Arbeitsgelegenheit zu schildern, um so mehr, als ich damit einen Wunsch des Herrn Direktor Willis erfülle, dem ich für freundliches Entgegenkommen und liebenswürdige Gastfreundschaft zu herzlichem Danke verpflichtet bin.

Der botanische Garten von Peradeniya ist durch die aus ihm hervorgegangenen systematischen Arbeiten von Gardner, Thwaites und Trimen bekannt und ist auch früher schon hin und wieder von deutschen Botanikern besucht worden. In den letzten Jahren haben Haberlandt und Goebel dort geweilt und der erstere hat in seinem bekannten Buche „Eine botanische Tropenreise“ auf die Bedeutung und Schönheit dieses Tropengartens hingewiesen.

Die Geschichte des Gartens reicht bis in das erste Jahrzehnt des verflossenen Jahrhunderts zurück; 1821 wurde er an den Platz in der Nähe der alten Königsstadt Kandy verlegt, an dem er sich noch heute befindet.

Von Colombo aus erreicht man Kandy durch eine mehrstündige Eisenbahnfahrt, welche reich ist an schönen Ausblicken in die herrliche Alpenlandschaft. Der Schienenstrang windet sich allmählich ansteigend durch Kurven und Tunnel, an steilen Felswänden und unter überhängenden Klippen empor bis zu dem Hochthal des Mahaweli ganga, des Hauptflusses Ceylons. Kandy liegt etwa 450 m über dem Meere in einem rings von grünen Höhen umschlossenen Seitenthal dieses Flusslaufes. Der Ort selbst, der von den Bewohnern des heissen Colombos als Sommerfrische geschätzt wird und besonders in der trockenen Jahreszeit einen starken Fremdenbesuch aufweist, hat mehrere Hôtels grösseren Stils mit allem europäischen Comfort. Von

Kandy aus erreicht man den Garten von Peradeniya mit einem Wagen längs der gut gehaltenen mit schattenspendenden Pithecolobiumbäumen bepflanzten Chaussee in einer halben Stunde. Man kann auch die Eisenbahn zur Fahrt nach Peradeniya benützen und den Weg von der Station bis zum Garten, etwa einen Kilometer, zu Fuss zurücklegen.

Das sanftgewellte Terrain des Gartens bildet ein grosses unregelmässiges Viereck, welches an drei Seiten von dem Mahaweli ganga umflossen wird, während an der vierten Seite die Chaussee Kandi-Colombo den Garten von den Theefeldern der grossen Peradeniya Estate scheidet. Wie bei allen mir bekannt gewordenen englischen Tropengärten ist auch bei diesem Garten auf die äussere Schönheit der Anlage besonderer Werth gelegt. Wir haben beim ersten Anblick einen Landschaftsgarten im englischen Parkstil vor uns, in dem nur gelegentlich die Etiquetten bei einzelnen Pflanzen von besonderer wissenschaftlicher oder praktischer Bedeutung an den eigentlichen Zweck des Gartens erinnern. Breite glatte Fahrwege von Gebüschpartien oder Blumenrabatten begleitet, schöne Alleen, gewundene Pfade und schmale dem Terrain angepasste Fusswege sind nach allen Richtungen hin durch den Garten geführt. Weite Rasenflächen mit einzelnen schönen Bäumen oder Baumgruppen, dichte Gebüsche oder zu Wäldchen vereinigte Laubbäume, Teiche und Felspartien wechseln mit einander ab. Monumente, Gewächshäuser und andere Baulichkeiten sind so placirt, dass sie die malerische Wirkung des Gesammtbildes unterstützen. Die natürliche Schönheit der Landschaft in der Umgebung des Gartens ist mit zur Erhöhung des Gesammteindruckes herbeigezogen; Ausblicke auf das Flussbeet des Mahaweli ganga auf die mit Baumschlag bedeckten Höhen am jenseitigen Ufer geben an manchen Stellen dem durch gärtnerische Kunst geschaffenen Bilde einen äusserst wirkungsvollen Hintergrund. Aber neben der hohen Schönheit des Gartens, welche jährlich Tausende von Besuchern anzieht, ist auch der wissenschaftliche Werth der Anlage nicht zu unterschätzen. Das Klima von Peradeniya gestattet den Anbau der meisten Tropenpflanzen und der Sammeleifer der letzten Direktoren konnte so dem Garten einen Reichthum an Pflanzenarten verschaffen, der von sehr wenigen Tropengärten erreicht oder übertroffen wird. Wir finden, um nur einiges zu erwähnen, eine prächtige Sammlung lebender Farne und Orchideen; Palmen, Pandaneen und Bambusen verschiedener Arten sind in herrlichen Exemplaren vertreten. Fast alle wichtigeren tropischen Nutz- und Handelsgewächse der alten und der neuen Welt haben hier eine Vertretung. Zahlreiche Sträucher, Stauden und krautartige Gewächse sind in einem besonderen Quartier des Gartens in systematischer Ordnung untergebracht. An der Herstellung einer systematischen Ordnung in dem umfangreichen Arboretum wird seit Jahren gearbeitet. Ein besonderer Abschnitt des Gartens ist als Versuchsfeld für Acclimatisationsversuche reservirt. Auch die mit dem Garten verbundenen Institute, das Museum, das Herbarium und die Bibliothek, tragen einen streng wissenschaftlichen Charakter und bieten nach dem Masse ihrer Reichhaltigkeit gute Hilfsmittel für die wissenschaftlichen Arbeiten, die durch den Direktor und seinen wissenschaftlichen Stab unternommen werden.

Die Räume für diese wissenschaftlichen Arbeiten waren aber bisher äusserst beschränkt und das neuerbaute Laboratorium hat vor allen Dingen den Zweck, diesem Mangel abzuhelfen. Daneben aber sind in dem Neubau auch ausreichende Räume geschaffen, um fremden Besuchern Platz für wissenschaftliche Untersuchungen zu gewähren. Man hat wohl dabei in erster Linie an Studirende der englischen Universitäten gedacht, dass aber auch ein Nichtengländer gastliche Aufnahme findet, habe ich persönlich in der liebenswürdigsten Weise erfahren.

Am Fuss des Hügels, auf dem das Museumsgebäude liegt, in unmittelbarer Nähe von Herbarium und Bibliothek, erhebt sich das neue Laboratoriumsgebäude als ein gefälliger Backsteinbau mit rothem Ziegeldach. Die langen Seiten seines rechteckigen Grundplanes sind nach Nord und Süd gelegen. An der westlichen zum Flussufer gewendeten Schmalseite ist eine Veranda vorgebaut, über welcher das weit vorspringende Dach von vier Säulen getragen wird. Die nach Norden gerichtete Längsseite ist ungegliedert, um Platz für möglichst viele Fenster mit gutem Mikroskopirlicht zu gewinnen. Die Südseite wird durch zwei Glasthüren unterbrochen, zu denen einige Steinstufen emporführen. An der östlichen Schmalseite ist zwischen den ausgebauten Ecken ein logenartiger Vorraum frei geblieben, dessen Decke von einer Säule gestützt ist und zu dessen in der Höhe der Zimmerböden liegendem, cementirtem Flur steinerne Stufen emporführen. Von dieser Vorhalle aus gelangt man durch eine der im Hintergrunde derselben befindlichen beiden Glasthüren in das Innere des Hauses. Durch die Gliederung der Seiten bildet das Gebäude trotz seines einfachen Grundplanes mit seinen weissen Wänden und den blinkenden Fenstern unter dem vorspringenden Ziegeldach einen neuen Schmuck für den Theil des Gartens, in dem es gelegen ist.

Die Raumvertheilung im Innern ist sehr einfach und zweckentsprechend. Durch eine von Thüren unterbrochene Längswand, welche in der Mitte des Hauses von dem Vorraum der Ostseite bis zur Veranda hindurchgeführt ist, wird der Innenraum in zwei gleiche Theile zerlegt. Die südliche Hälfte ist in drei Zimmer getheilt, welche von der Veranda angefangen, das Bureau des Direktors, ein Laboratorium für angewandte Botanik und ein chemisches Laboratorium bilden. Die ausgebaute Südostecke neben dem Vorraum enthält ein kleines Dunkelzimmer für photographische Zwecke, welches durch eine Thür mit dem chemischen Laboratorium in Verbindung steht. In der nördlichen Hälfte des Gebäudes liegt neben der Veranda der grosse Mikroskopirsaal mit vier Nordfenstern und nach Osten zu das physiologische Laboratorium. Die Vorhalle zwischen den ausgebauten Ecken bietet Platz für chemische Arbeiten, welche wegen der Entwicklung übler Gerüche oder schädlicher Gase nicht im allgemeinen Laboratorium vorgenommen werden können.

Alle Räume stehen mit einander durch Thüren in Verbindung. Sie sind gut ventilirt und ausreichend mit fliessendem Wasser versehen. Zum Erhitzen und Kochen werden Spiritusflammen und Petroleumkochöfen benutzt. Schränke mit Apparaten, Glassachen und Chemikalien, gute feste Mikroskopir- und Experimentirtische, einfache Schreibtische nebst den nöthigen Sitzgelegenheiten vervollständigen die innere Ausstattung der Arbeitsräume.

Arbeitsmaterial bietet der Garten in Hülle und Fülle. Ausserdem sind am Garten einige singhalesische Sammler angestellt, welche die einheimische Flora genügend kennen, um auch von ausserhalb des Gartens erwünschtes Material beschaffen zu können.

Für einen botanischen Tropengarten, der Arbeitsplatz für europäische Botaniker bietet, ist es schliesslich von Wichtigkeit, dass auch ausserhalb des Gartens Gelegenheit gegeben ist, die Tropenvegetation in ihren auffälligsten Formen zu studiren. Auch in dieser Beziehung ist der Garten von Peradeniya günstig situirt. Abgesehen davon, dass über der Insel zerstreut mehrere Filialgärten existiren (Henaratgoda, Hakgala, Badulla, Anuradhapura), in denen der Pflanzenbestand nach der speciellen Aufgabe des Gartens und nach den klimatischen Verhältnissen verschieden ist, bietet sich Gelegenheit, eine grosse Zahl tropischer Culturpflanzen auf den ausgedehnten Pflanzungen kennen zu lernen. Ohne grosse Schwierigkeiten können Ausflüge zu den Urwald bedeckten Hochebenen und Berghängen des Centralgebirges und in das Gebiet des Patanas, der ceylonischen Grasfluren unternommen werden. Die über den Kamm des Centralgebirges bis zu dem Ostabhang geführte Bahnlinie gestattet dem Reisenden ohne Anstrengungen hochgelegene Punkte zu erreichen, an denen sich zu biologischen Beobachtungen über die Vegetation die reichste Gelegenheit bietet. Auch in der nächsten Umgebung von Peradeniya sind einige Urwaldcomplexe, welche durch Tagestouren erreicht werden können, und in unmittelbarer Nachbarschaft des Gartens ist im Mahaweli ganga der berühmte Standort der Podostemaceen, für jeden Botaniker ein Anziehungspunkt ersten Ranges. Es ist nicht allein das Vorkommen von sieben Arten aus dieser eigenthümlichen und so hoch interessanten Pflanzengruppe, welches dem Platz seine Anziehungskraft verleiht. Auch die Vegetation der kleinen Wassertümpel und Lachen in dem felsigen Flussbette und die Vegetation des Uferrandes sind höchst eigenartig und in gleicher Weise durch ihre Beziehung zu der Formation und zu den klimatischen Verhältnissen des Platzes bemerkenswerth.

Für diejenigen, welche die Absicht haben, von der neuen Gelegenheit, die tropische Vegetation an Ort und Stelle zu studiren, Gebrauch zu machen, werden einige praktische Angaben von Nutzen sein. Vorläufig existirt in Peradeniya keine Gelegenheit zur Unterkunft für Fremde. Man muss also im Hôtel in Kandy wohnen. Von dort aus kann man regelmässig nach dem Morgenkaffee kurz nach sieben Uhr mit dem Zuge nach Peradeniya fahren. Die Fahrzeit beträgt etwa acht Minuten. Der Weg von der Station bis zum Laboratorium nimmt kaum viel mehr Zeit in Anspruch, so dass man spätestens um acht Uhr die Arbeit aufnehmen kann. Versorgt man sich vor der Ausfahrt von Kandy im Hôtel mit etwas Essbarem, das für das 11 Uhr-Frühstück ausreicht, so kann man den ganzen Tag über draussen bleiben und gegen $^1/_4$7 Uhr Abends zur Hauptmahlzeit nach Kandy ins Hôtel zurückkehren. Man hat bei dieser Zeiteintheilung, wenn man eine Frühstückspause von $1^1/_2$ Stunden und etwa noch eine halbe Stunde für einen 4 Uhr-Thee abrechnet, acht Arbeitsstunden, von denen man die ersten und letzten im Freien zubringen kann, während die heissen Tagesstunden für die Laboratoriumsarbeiten verwendet werden können.

Für mich war diese Zeit- und Arbeitseintheilung auch in den heissen Tagen des Monats März nicht zu anstrengend. Selbstverständlich kann man sich nach Geschmack und Bedürfniss auch anders einrichten. Es verkehren zwischen Kandy und Peradeniya in der Zeit von morgens 7 Uhr bis abends 7 Uhr sechs Züge in jeder Richtung.

Und wer den Weg von und nach Kandy auf der gutgehaltenen und schattigen Chaussee mit dem Rad zurücklegen will, kann sich Arbeitszeit und Mahlzeiten ganz nach Belieben eintheilen. Voraussichtlich wird aber schon in der nächsten Zeit eine grosse Erleichterung für fremde Besucher dadurch geschaffen werden, dass in Peradeniya selbst ein Resthouse eingerichtet wird. Man wird dadurch die frühen Morgenstunden gleich nach Sonnenaufgang für die Gänge im Garten und für Beobachtungen im Freien gewinnen.

Ein bedeutender Vorzug, durch den sich der Garten von Peradeniya den europäischen Botanikern zum Besuche empfiehlt, ist der, dass die Reise nach Ceylon einen verhältnissmässig geringen Aufwand an Zeit und Geld erfordert. Da die Seereise von Genua nach Colombo nur 17 Tage dauert, so würden von drei Ferienmonaten fast acht Wochen zum Aufenthalt in Ceylon zur Verfügung stehen, eine Zeit, die zum lohnenden Besuch der botanischen Anstalten und zur Bereisung der botanisch interessanten Punkte der Insel vollkommen ausreicht. Man kann auf den Schnelldampfern des Norddeutschen Lloyd sehr gut in der zweiten Kajüte reisen; Verpflegung und Comfort lassen nichts zu wünschen. Ein Retourbillet von Genua nach Colombo kostet dann 950 Mark. Als Durchschnittssumme für die nach den individuellen Bedürfnissen schwankenden Ausgaben für Getränke und Trinkgelder an Bord und bei den kurzen Aufenthalten in den Unterwegshäfen mögen rund 100 Mark gerechnet werden. In den Hôtels auf Ceylon beträgt der tägliche Pensionspreis für volle Verpflegung mit Ausschluss des Tafelgetränkes 7—8 Rupien, d. i. im Durchschnitt etwa 10 Mark. Für einen Aufenthalt von 50 Tagen würden also 500 Mark zu rechnen sein. Setzt man etwa ebensoviel für Getränke, für Bahn- und Wagenreisen, für Wäscher- und Kulilohn, Trinkgelder u. s. w. in Rechnung, so kommt die ganze drei monatliche Tropenreise auf wenig mehr als 2000 Mark zu stehen. Wer sparsam ist und seine Bedürfnisse einzuschränken versteht, kann noch billiger auskommen, andererseits ist demjenigen, der auf der Reise einen ausgesuchteren Comfort liebt, sowohl auf den Schiffen, als in den Hôtels in Colombo und Kandy Gelegenheit geboten, für entsprechend höhere Kosten nach seinen Wünschen bedient zu werden.

Eine Ausrüstung mit eigentlichen Tropenanzügen ist für einen kurzen Aufenthalt in Ceylon nicht nöthig. Ganz leichte helle Sommerkleider, wie sie bei uns im Hochsommer in Bädern und beim Tennisspiel vielfach jetzt getragen werden, genügen vollkommen und haben vor den leinenen Tropenanzügen den Vorzug, dass sie nicht jeden

Tag gewaschen werden müssen. Für die Hauptmahlzeit am Abend ist nach Landessitte ein schwarzer Anzug mit Smoking oder Frack erforderlich. Wer in das Gebirge hinaufgehen will, versäume nicht, sich mit wärmeren Kleidern zu versehen. Ich konnte selbst in dem warmen Monat März im Resthouse auf Horton plains und im Hôtel zu Nuwara Eliya abends nach der Rückkehr von der Excursion ein tüchtiges Kaminfeuer sehr gut vertragen. Einziges Tropenausrüstungsstück, das man nicht entbehren kann, ist ein Tropenhut, den man unterwegs oder in Colombo einkaufen kann.

Das Klima von Peradeniya ist das ganze Jahr hindurch für den Mitteleuropäer ganz erträglich; die Durchschnittstemperatur schwankt in ziemlich engen Grenzen. März und April sind die heissesten, Januar und Juni die wenigst heissen Monate. Wer unabhängig ist, wird am besten den Winter über zwischen Oktober und März nach Ceylon reisen. Indessen sind auch die Monate der Herbstferien an unsern Universitäten ganz gut zu einem Besuche in Peradeniya geeignet. Man hat dann allerdings die Unbequemlichkeit einer recht heissen Fahrt durch das rothe Meer. Aber mir ist diese Unbequemlichkeit auch in den heissesten Augusttagen des Jahres 1899 nicht so gross erschienen, dass ich deswegen auf eine Tropenreise hätte verzichten mögen. Die Vorstellungen, die ich mir vorher nach den Erzählungen anderer Reisender von diesem Theil der Seefahrt und von ihrem Einfluss auf das körperliche Behagen gemacht hatte, waren jedenfalls sehr übertrieben.

Mögen die Bemühungen des Herrn Direktor John C. Willis, sein neues Institut der wissenschaftlichen Botanik in weitem Umfange nutzbar zu machen, den verdienten Erfolg und allseitige Anerkennung finden.

Litteratur.

H. Klebahn. Culturversuche mit Rostpilzen. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXXIV, Heft 3.

Nachdem durch de Bary's grundlegende Arbeiten der Wirthswechsel gewisser Rostpilze überzeugend dargethan war, hat die Biologie dieser Pilzgruppe für zahlreiche Forscher ein ergiebiges Arbeitsfeld gebildet. Aber trotz der verhältnissmässig grossen Zahl von Arbeiten, die auf diesem Gebiete ausgeführt wurden, ist auch heute noch die durch De Bary's Entdeckung für die Systematik der Gruppe aktiv gewordene Frage, welche der *einzelnen Sporengenerationen zu* einer heteröcischen Art zusammengehören, erst zum geringsten Theil gelöst. Der Grund dafür ist die Umständlichkeit und Langwierigkeit der Untersuchungsmethode, denn selbstverständlich können nur Infections- und Culturversuche zu gesicherten Resultaten führen. Und welcher Sorgfalt und Aufmerksamkeit diese Versuche bedürfen, wenn sie beweisend sein sollen, das haben wohl die merkwürdigen Forschungsergebnisse gezeigt, mit denen Eriksson *vor einigen* Jahren die botanische Welt überraschte. Um so höher muss das Verdienst Klebahn's angeschlagen werden, der seit Jahren mit unverdrossener Mühe seine sorgfältigen Culturversuche mit Rostpilzen fortsetzt und Jahr für Jahr über neue werthvolle Erfahrungen und Ergebnisse berichtet. Die in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik erschienene Arbeit bildet als achter Bericht die Fortsetzung der früheren in der Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten veröffentlichten Mittheilungen über „Culturversuche mit heteröcischen Rostpilzen" und schliesst sich inhaltlich eng an dieselben an. Zunächst bringt die Arbeit ausführliche Mittheilung über die Gattung Melamspora, die auch in dem vorjährigen Berichte einen breiteren Raum einnahm. Zu dem Berichtjahre 1899 wurden die Versuche über diese Gattung soweit zum Abschluss gebracht, dass die Biologie der heteröcischen Arten nunmehr besser als in irgend einer verwandten Gattung sich übersehen lässt. Tulasne's Melampsora *tremulae* erweist sich als aus drei biologisch wohl getrennten Arten zusammengesetzt, von denen die eine auf Larix, die zweite auf Chelidonium, die dritte auf Mercurialis ihre Caeomageneration verlebt. Für die acht vom Verfasser unterschiedenen Weidenmelampsoren, von denen die eine als autöcisch erkannt wurde, ist in einem besonderen Abschnitt eine systematische Uebersicht als Abschluss und Resultat der bisherigen Versuche gegeben. Ferner werden Versuche über Thecopsora Padi, Aecidium elatinum, Peridermium Pini, Pucciniastrum Epilobii, Melampsoridium betulinum und über eine Reihe von heteröcischen Puccinien mitgetheilt. Bezüglich der Einzelheiten muss auf das Original verwiesen werden.

Als das allgemeinste Resultat, das sich aus diesen Versuchen ableiten lässt, ist wohl der Satz anzusehen, dass die Specialisirung des Parasitismus eine erblich fixirte Eigenschaft ist, die uns gestattet, Arten von einander zu trennen, zwischen denen morphologische Unterschiede für uns nicht mehr deutlich wahrnehmbar sind. In Anerkennung dieses Satzes sollte aber auch für die Systematik die Consequenz gezogen werden, dass die biologisch scharf geschiedenen Formen als gleichwerthige Arten nebeneinander zu stellen sind, dass beispielsweise Puccinia

Convallariae-Digraphidis Klebahn und Puccinia Paridi-Digraphidis Klebahn gute Arten sind und nicht als Subspecies zu P. Smilacearum Digraphidis Klebahn gezogen werden dürfen.

Im Interesse der Wissenschaft wäre es dringend zu wünschen, dass dem Verfasser auch in der Zukunft für seine Untersuchungen über die Biologie der Rostpilze Zeit, Mittel und Arbeitsgelegenheit in ausreichendem Masse zur Verfügung stünden. Giesenhagen.

Meddelanden från Stockholms Högskolas botaniska institut. Band I 1898, Band II 1899.

Die hier zusammengefassten Arbeiten aus dem botanischen Institut der Stockholmer Universität sind Sonderabdrücke aus verschiedenen schwedischen Zeitschriften Ihre Zusammenfassung gibt ein Bild für die vielseitige Thätigkeit des Stockholmer botanischen Instituts. Es sind algologische, mykologische, morphologische, anatomische und physiologische Themata, welche behandelt werden. In dankenswerther Weise finden sich bei den Arbeiten entweder deutsche Zusammenfassungen, oder dieselben sind deutsch (eine auch englisch) abgefasst, während sonst vielfach der Inhalt schwedischer botanischer Arbeiten für Ausländer durch die Sprache schwer zugänglich bleibt, was um so mehr zu bedauern ist, als Schweden seit alter Zeit stets vortreffliche Botaniker besessen hat. K. G.

Taschenflora des Alpenwanderers, 217 colorirte und 10 schwarze Abbildungen von verbreiteten Alpenflanzen, nach der Natur gezeichnet und gemalt von L. Schroeter, mit kurzen botanischen Notizen von **Prof. Dr. C. Schroeter.** 7. vollständig umgearbeitete und vermehrte Auflage. Zürich, Verlag von Albert Raustein. Preis geb. 6 Mk.

Die Zahl der Auflagen zeigt, welchen Anklang die „Taschenflora“ gefunden hat. Sie verdient diesen Erfolg durchaus. Die vortrefflichen Abbildungen vermitteln auf bequemstem Wege die Kenntniss der verbreitetsten Alpenpflanzen; die kurzen Notizen geben in gedrängter Form eine Menge von Belehrung, nicht nur systematischen, sondern auch biologischen Inhalts. Bei dem Reize, den die alpine Flora auf jeden Naturfreund ausüben muss, wird die verdienstliche „Taschenflora“ wohl manchen zur näheren Beschäftigung mit der Pflanzenwelt überhaupt veranlassen. K. G.

Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma von **Hans Winkler.** (S.-A. aus Nachr. der k. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, math.-physik. Klasse, 1900, Heft 2.

Die vorliegende Arbeit ist auch von botanischem Interesse, wesshalb hier kurz auf sie hingewiesen werden mag. Der Verf. experimentirte mit Seeigel-Eiern (Sphaerechinus granularis und Arbacia pustulosa). Die Spermatozeen wurden abgetödtet und in destillirtes Wasser gebracht, filtrirt und die Concentration des normalen Seewassers hergestellt. Es ergab sich, dass Eier in dieses Wasser gebracht, Furchung zeigten, indess ging die Entwicklung nicht sehr weit. Auch auf andere Weise konnte gezeigt werden, „dass thatsächlich im Sperma verschiedener Seeigel ein Stoff vorhanden ist, der dem Wasser beigemengt, in dem unbefruchtete

Eier derselben Species liegen, diese veranlasst, in einige Theilungen einzugehen."

Diese Thatsache wird dem Botaniker als eine nicht ganz unerwartete erscheinen. Wir wissen namentlich aus den Erfahrungen bei der Bastardirung, dass wir bei der Befruchtung zweierlei Vorgänge zu unterscheiden haben: den eigentlichen, in der Verschmelzung zweier Zellen bestehenden und damit bestimmte Vererbungserscheinungen bedingenden Befruchtungsvorgang und die „anregende" Wirkung, die vom Pollenschlauch ausgeht.[1]) Beide sind, wie wir wissen, getrennt; die letztere, sich zeigend in der Anschwellung des Fruchtknotens und anderen Veränderungen, kann auch ohne die erstere stattfinden. Dass es sich dabei um die Wirkung von vom Pollenschlauch abgegebener Enzyme handelt, ist sehr wahrscheinlich. Auch für die Einwirkung auf die Eizelle wären dann dieselben zwei Vorgänge zu unterscheiden. Wir wissen, dass bei manchen Bastardirungen die Entwicklung der Eizelle nur bis zu einem unvollständigen Embryo fortschreitet, der dann abstirbt. Hier hätte vielleicht gar keine Befruchtung stattgefunden, sondern der Pollenschlauch hat nur die Anregung zur Weiterentwicklung gegeben durch Uebertritt löslicher Stoffe in die Eizelle, was man früher ja auch für die Befruchtung annahm.

Mit anderen Worten, die Eizelle würde sich verhalten wie andere Zellen, deren Weiterentwicklung ganz bestimmte Anstösse voraussetzt, welche diese „auslösen". Dass es sich auch hier um die bestimmten stofflichen Einwirkungen handelt, ist nach den Erfahrungen der letzten Jahre nicht zu bezweifeln. Die Sporen der untersuchten Laubmoose keimen bekanntlich nur, wenn sie der Einwirkung des Lichtes ausgesetzt sind; man kann sie aber auch im Dunkeln zur Keimung bringen (wie Ref. gezeigt hat), wenn man sie mit Glykose füttert. Das Licht regt hier also offenbar bestimmte Stoffumsetzungen an, welche die Keimung in Gang setzten; dasselbe kann aber auch auf anderem Wege erreicht werden. Aehnlich wie das Licht, kann auch höhere Temperatur wirken. Die Eizellen aber würden den Anstoss zur Weiterentwicklung normal durch in den männlichen Geschlechtszellen enthaltene „Wuchsenzyme" erhalten; Anregung zur Entwicklung und Befruchtung wären zu trennen. Es wäre möglich, dass eine weitere Verfolgung dieser Gesichtspunkte auch auf die Apogamie einiges Licht wirft. Es sei hingewiesen auf die Untersuchungen von Klebs und die von Nathanson betreffs der Apogamie von Marsilia-Arten, auf zoologischem Gebiete auf die Angabe Loeb's, dass sich unbefruchtete Eier von Arbacia furchen und zu normalen Larven entwickeln, wenn man sie 2 Stunden lang der Einwirkung einer $MgCl_2$-Lösung aussetzt und dann in normales Wasser zurückbringt. Auch die Thatsache, dass in (durch Schütteln erhaltene) kernlose Stücke von Seeigeleiern Spermatozoen eindringen und sie zur Weiterentwicklung veranlassen können, dürfte mit auf das Vorhandensein von „Wuchsenzymen" zurückzuführen sein, nur dass hier der Kern mit eingeführt wird. Diesen aber wird man besonders im Verdacht haben, dass er bei der Bildung dieser Wuchsenzyme in erster Linie betheiligt ist und es ist nicht einzusehen, warum es nicht gelingen sollte, auch kernlose Zellen durch Zuführung bestimmter Stoffe zur Weiterentwicklung zu bringen.

K. Goebel.

---

[1]) Vgl. Organographie pag. 232.

Eingegangene Litteratur.

Alberg A., Frost flowers on the windows. The result of the vital energy of plants. Chicago-Fraternal Printing Co. 1899.

Artari A., Ueber die Entwicklung der grünen Algen unter Ausschluss der Bedingungen der Kohlensäure-Assimilation. M. 2 photogr. Aufnahmen. S.-A. aus Bulletin des Natur. de Moscou. 1895. Nr. I.

Berg Alfr., Studien über Rheotropismus bei den Keimwurzeln der Pflanzen. (Lunds universitets årsskrift, Band 35. Afdeln. 2. Nr. 6. Lund 1899. I. Allg. Untersuchungen.

Boletin do Museu Paraense Vol. III No. 1 (enthält Botanisches: **Huber**: duas Sapotaceas novas do horto botanico paraense, und von demselben: Materiaes para a flora amazonica (Farne). Pará 1900.

Börgesen F., A contribution to the knowledge of marine Alga vegetation on the coasts of the Danish West-Indian Islands. (S.-A. aus Botanisk tidsskrift. 23. Bd. 1900.)

Campbell, Douglas H., Die Entwicklung des Embryosackes von Peperomia pellucida Kuntz. S.-A. aus den Berichten der Deutsch. Bot. Gesellschaft. 1899. Bd. XVII.

Cuboni G., La teratologia vegetale e i problemi della biologia moderna (Estratto dalla Rivista di scienze biologiche n. 4—5. Vol. VI. Como 1900.

Diels L.. Cyatheaceae, Polypodiaceae, Parkeriaceae, Matoniaceae, Gleicheniaceae, Schizaeaceae, Osmundaceae. S-A. aus **Engler-Prantl**, Nat. Pflanzenfamilien I, 4.

Evans A. W., The Hawaiian Hepaticae of the Tribe Jubuloideae. M. 7 Taf. S.-A. from transactions of the Connecticut academy. Vol. X. 1900.

— — A new genus of Hepaticae from the Hawaiian Island. M. 1 Taf. S.-A. aus Reprinted from the Bulletin of the Torrey botanical Club. 1900.

Gerassimoff J. J., Ueber die Lage und die Function des Zellkerns. M. 34 Fig. S.-A. aus Bulletin des Nutur. de Moscou. 1899. Nr. 2 u. 3.

Heiden, *Diatomeen des Conventer Sees bei Doberan von der Litorina- bis zur* Jetztzeit. M. 1 Taf. Mitth. a. d. Gr. Meckl. Geol. Landesanstalt. X. Nr. 21. 1900.

Heinricher, Ein Fall beschleunigender Wirkung des Lichtes auf die Samenkeimung. S.-A. aus Ber. d. d. bot. Gesellsch. 1899. Bd. XVII.

— — Zur Entwicklungsgeschichte einiger grüner Halbschmarotzer ibid.

— — Nächträge zu meinen Studien über die Regenerationsfähigkeit der Cystopteris-Arten. Ibid. Bd. XVIII.

Hicks G. H., The germination of seeds as affected by certain chemical fertilizers. U. S. department of agriculture division of botany, bulletin No. 24.

Hill Th. S., The structure and development of Triglochin maritimum L. M. 2 Taf. S.-A. aus Annals of Botany. Vol. XIV, Nr. LIII. 1900.

Hitchcock A. S., Studies on subterranean organs. II Some dicotyledonous herbaceous plants of Manhattan, Kansas. S.-A. aus Transactions of the Academy of Science of St. Louis. Vol. X. Nr. 4. 1900.

Hollermann K., Axel Blytt. S.-A. aus den Berichten der deutsch. bot. Gesellschaft. 1899. Bd. XVII. *Generalversammlungsheft* II.

Jacky E., Die Compositen bewohnenden Puccinien vom Typus der Puccinia Hieracii und deren Specialisirung. Berner Dissertation. 1900.

Janczewski E. de, Sur la pluralité de l'espèce dans le grosseillier à grappes cultivé. Comptes rendus. 26. Févr. 1899.

Kirchner Prof. Dr. O., Mittheilungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blüthen. S.-A. aus Jahreshefte des Vereins für Naturkunde in Württemberg. Jahrgang 1900. Bd. 56.

Klebahn H., Culturversuche mit Rostpilzen. VIII. Bericht 1899 S.-A. aus Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XXXIV, Heft 3.

Koning C. J., Der Tabak. Studien über seine Cultur und Biologie. Amsterdam, J. H. & G. Van Heteren. Leipzig, Wilhelm Engelmann. 1900.

Koch L., Die mikroskopische Analyse der Drogenpulver. Ein Atlas für Apotheker, Drogisten und Studierende der Pharmacie. I. Bd. Die Rinden und Hölzer. Berlin, Verlag von Gebr. Bornträger. Preis 3.50 Mk.

Kolderup Rosenvinge L., Note sur une Floridée aérienne nouvelle (Rhodachorton islandicum nov. sp.). S.-A. aus Botanisk tidsskrift. 23. Bd. 1900.

Kolkwitz R., Beiträge zur Biologie der Florideen (Assimilation, Stärkeumsatz und Athmung). S.-A. aus wissensch. Meeresuntersuchungen, herausgegeben von der Kommission zur Unters. der deutschen Meere in Kiel und der biolog. Anstalt auf Helgoland. Neue Folge IV. Bd. Abth. Helgoland. Heft 1. 1900.

Küster E., Beiträge zur Anatomie der Gallen. S.-A. aus Flora od. Allg. bot. Zeitung. 1900. Heft 2.

Lagerheim G., Meddelanden från Stockholms Högskolas botaniska institut. Bd. I 1898. Bd. II 1899.

Lemmermann E., Beitr. zur Kenntniss der Planktonalgen, III—VII. S.-A. aus Ber. der d. bot. Gesellsch. Jahrg. 1900. Bd. 18.

Lindemuth H., Kitaibelia vitifolia Willd. mit goldgelb marmorirten Blättern. S.-A. aus Gartenflora. 1899. M. 1 Abb.

— — Versuche und Betrachtungen über das Pfropfen der Pflanzen, insbesondere über Arabis albida auf Wirsing Lack (Cheiranthus Cheiri) auf Weinkohl, die Stockrose (Althaea rosea), auf Abutilon. S.-A. aus Gartenflora. 1900.

Mattirolo O., Teodoro Curuel (v. Schwendener übersetzt). S.-A. aus der deutsch. bot. Gesellsch. 1900. Bd XVII. Generalversammlungsheft II.

— — Sulla influenza che la estirpazione dei fiori esercita sui tubercoli radicali delle piante Leguminose (Malpighia). Vol. XIII. Genova. 1900.

— — Sulla mannite contenuta nelle Tuberacee ibid.

Merell W. D., A contribution to the life history of Silphium. Repr. fr. Botanical gazette. Vol. XXIX. Februar 1900.

Molisch H., Indigo. S.-A. aus J. Wiesner: „Die Rohstoffe des Pflanzenreiches“. 2. Aufl. 1900.

Murbeck, Contributions à la connaissance de la flore du nordoues de l'Afrique et plus spécialement de la Tunisie III et IV. Plumbaginaceae-Polypodiaceae. Avec 6 planchs. Lund 1899—1900.

Němec Dr. **Bohumil**, Ueber experimentell erzielte Neubildung von Vacuolen. S.-A. aus d. Sitzungsber. der kön. böhm. Gesellsch. der Wissensch. in Prag. 1900.

Noll F., Ueber Geotropismus (S.-A. aus Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXXIV).

— — Pflanzengeogr. Probleme des Rheinthales. S.-A. aus den Sitzungsber. der Niederrhein. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde. 1899.

— — Vergleichende Culturversuche. Ibid.

Overton E., Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle. S.-A. aus den Jahrbüchern für wissensch. Botanik. Bd. 34. Heft 4.

Peirce G. J., The relation of fungus and alga in lichens. Repr. from „The American naturalist. Vol. 34. April 1900.

Pirotta R. e **Longo** B., Basigamia, mesogamia, acrogamia. Estratto dal. Vol. IX. dei rendiconti della R. Accademia dei Lincei, seduta del 6 maggio. 1900.

Pirotta R., Energidi e cellule. Estr. della „Rivista di science biologiche“. 1899.

— — e B. **Longo**, Osservazione e ricerche sul Cynomorium coccineum L. Rendiconti della R Accademia dei Lincei. 1900.

Pallacci G., Résultats des recherches physiologiques sur l'assimilation chlorophyllienne (première mémoire). Laboratoire de physiologie vegetale de l'institut botanique de Paris. 1900.

Potonié H., Die Lebewesen im Denken des 19. Jahrhunderts S.-A. aus der naturw. Wochenschrift. Berlin 1900.

Rosenberg O., Ueber die Transspiration mehrjähriger Blätter. S.-A. aus Meddelanden från Stockholms Högskola. Nr. 201.

Schellenberg H. C., Graubündens Getreidevarietäten mit besonderer Rücksicht auf ihre horizontale Verbreitung. S.-A. aus Ber. der Schweizer botan. Gesellsch. Heft I. 1900.

Scherffel A., Phaeocystis globosa nov. spec. nebst einigen Betrachtungen über die Phylogenie niederer, insbesondere brauner Organismen. M. 1 Taf. S.-A. aus Wissenschaftliche Merresuntersuchungen, herausgegeben von der Kommission zur Untersuchung der deutschen Meere in Kiel und der biologischen Anstalt auf Helgoland. Neue Folge. IV. Bd. Abtheilung Helgoland. Heft I. Verl. von Lipsius & Fischer. Leipzig 1900.

Schiffner V., Die Hepaticae der Flora von Buitenzorg. I. Bd. Buchhandlung und Druckerei vorm. E. J. Brill. Leiden 1900.

Stahl E., Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Mit 2 Textfiguren. S.-A. aus Jahrb. für wissensch. Bot. Bd. XXXIV, Heft 4. 1900.

Tschermak Dr. E., Ueber künstliche Kreuzung bei Pisum sativum. Wien, Selbstverlag des Verfassers. 1900.

Toumey J. W., An inquiry into the came and nature of crowngall. M. 31 Fig. The publications of the university of Arizona Agricultural Experiment Station. Bulletin Nr. 33. 1900.

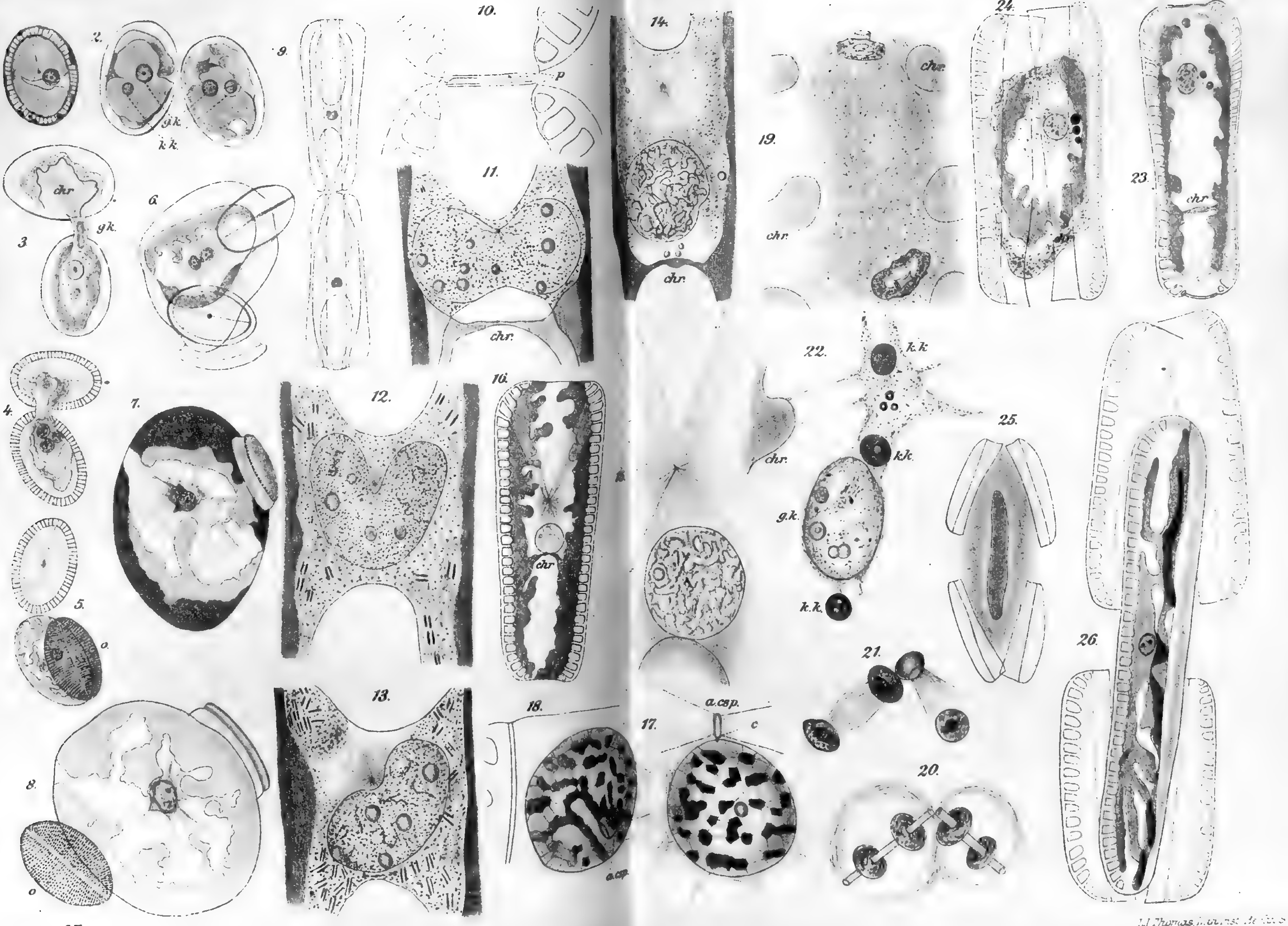
De Vries H., Sur la loi de disjonction des hybrides. S.-A. aus Comptes rendues. 26. mars 1900.

— — Alimentation de Sélection. Extrait du Cinquantenaire de la Société de Biologie. Volume jubilaire publié par la Société.

Wiesner J., Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. Versuch einer technischen Rohstofflehre des Pflanzenreiches. M. Textfigur. Verlag von Engelmann, Leipzig. 1900. Lieferung I—III.

— — Ueber die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. S.-A. aus biol. Centralblatt. Bd. XIX.

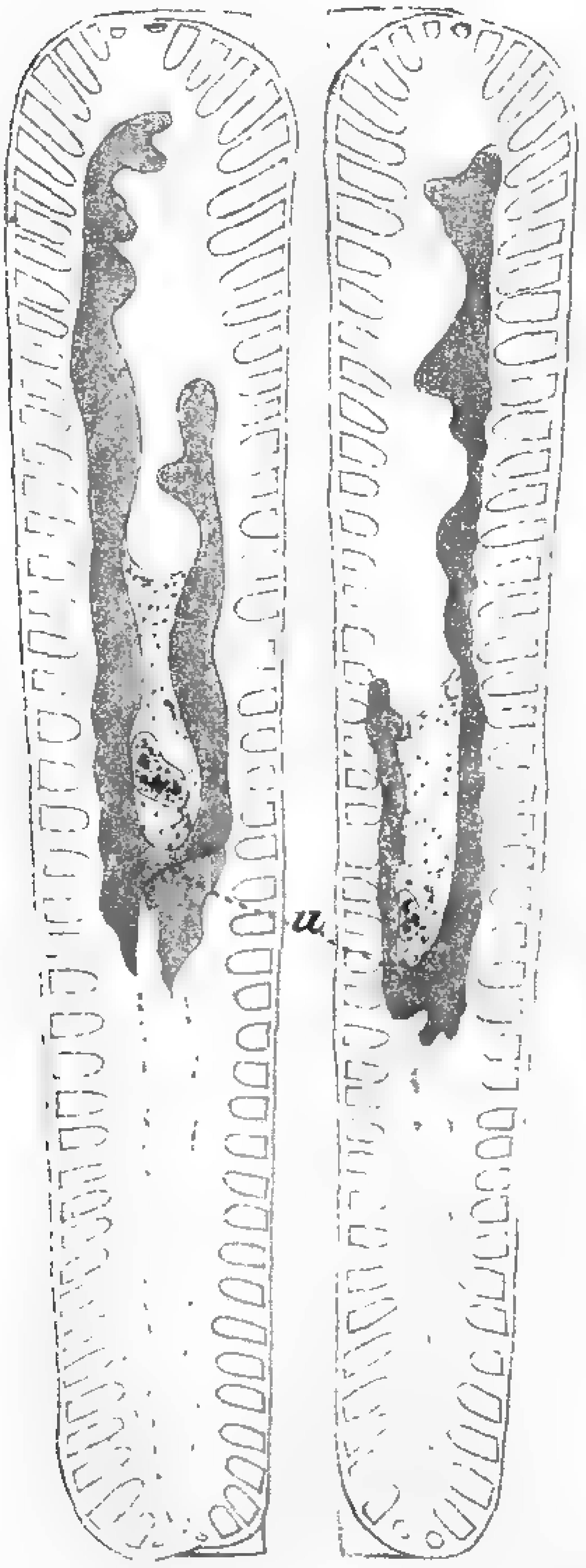
Winkler H., Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma. A d. Nachrichten der k. Gesellsch. der Wissensch. zu Göttingen mathem.-physik. Klasse. 1900. Heft 2.


1.
2.
g.k.
k.k.
chr
g.k.
3.
6.
9.
10.
p
11.
chr.
14.
chr.
chr.
19.
chr.
24.
23.
chr
4.
7.
5.
o.
8.
o
12.
13.
16.
chr
18.
17.
a.csp.
c
a.csp.
22.
k.k
kk.
g.k.
k.k.
chr.
25.
21.
20.
26.

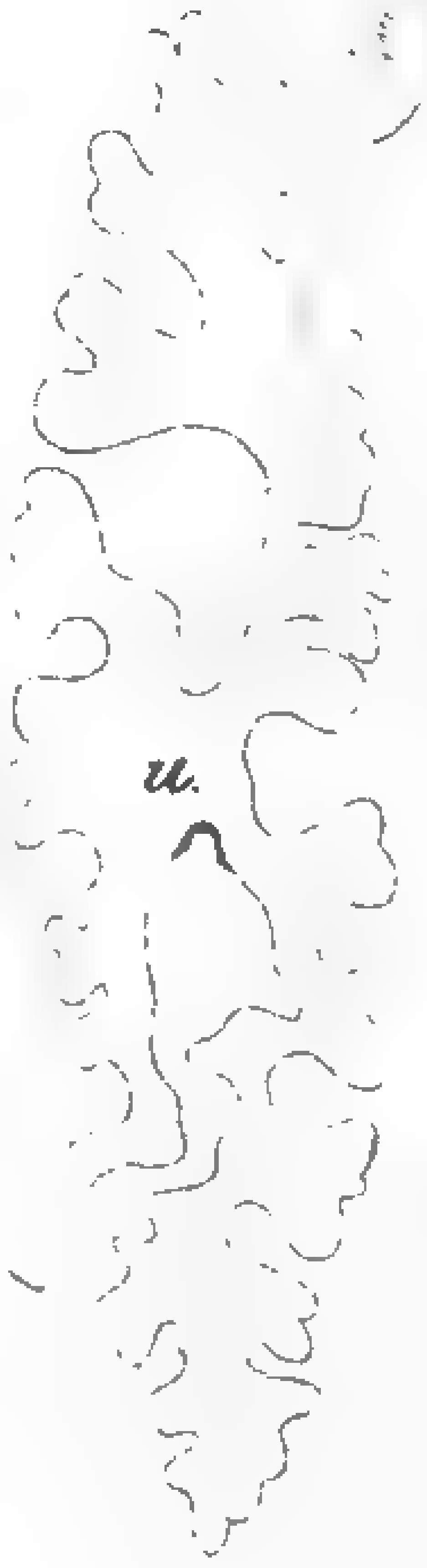
gez. v. G. Karsten.

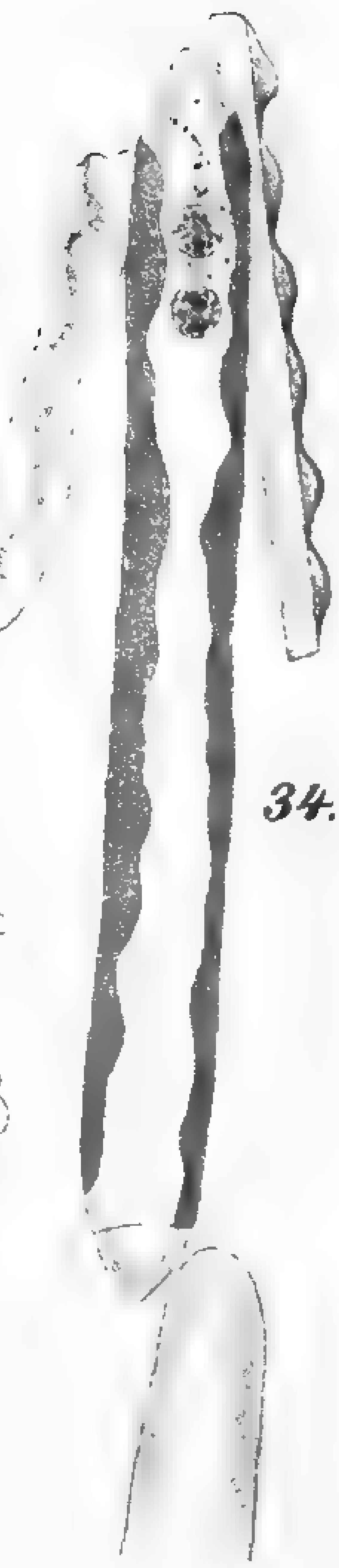
LJ Thomas, lith. Inst. Berlin S 53

28.

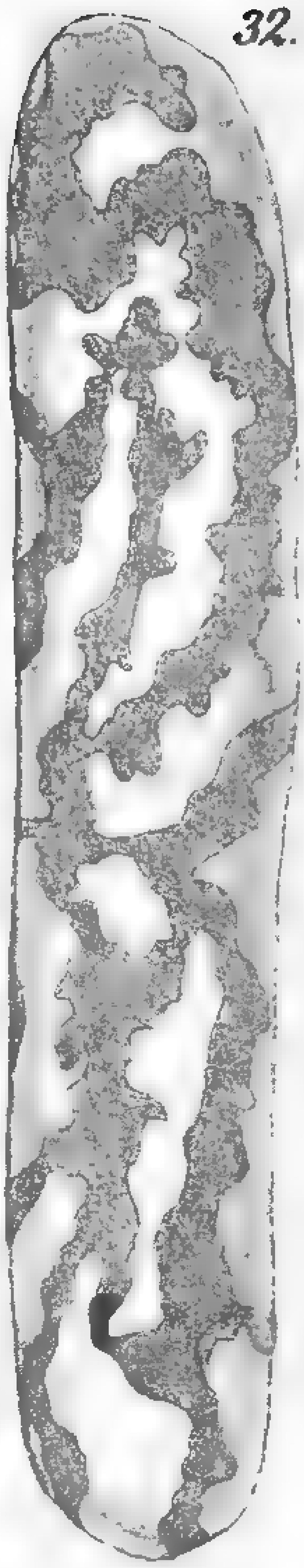


27.

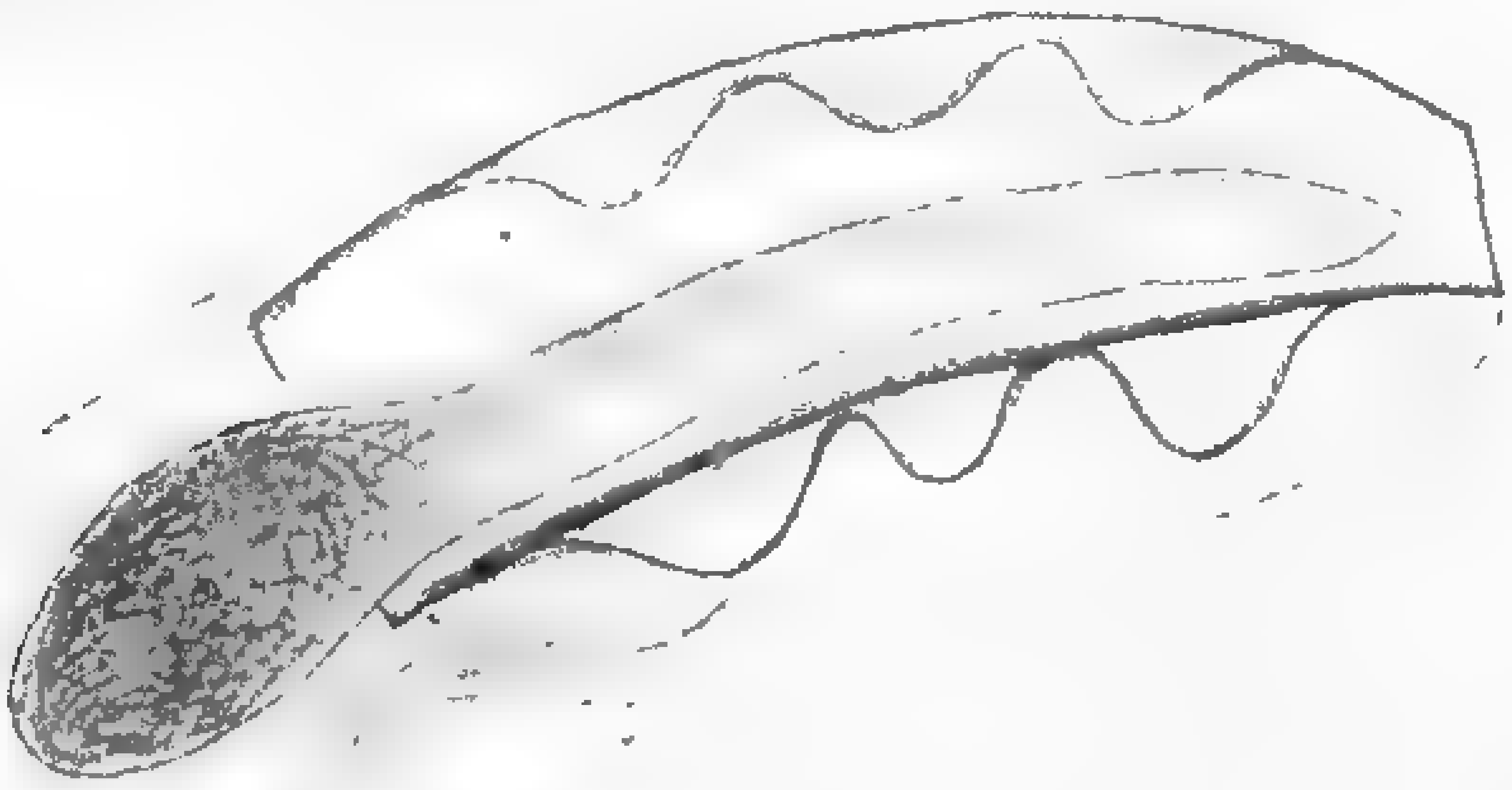




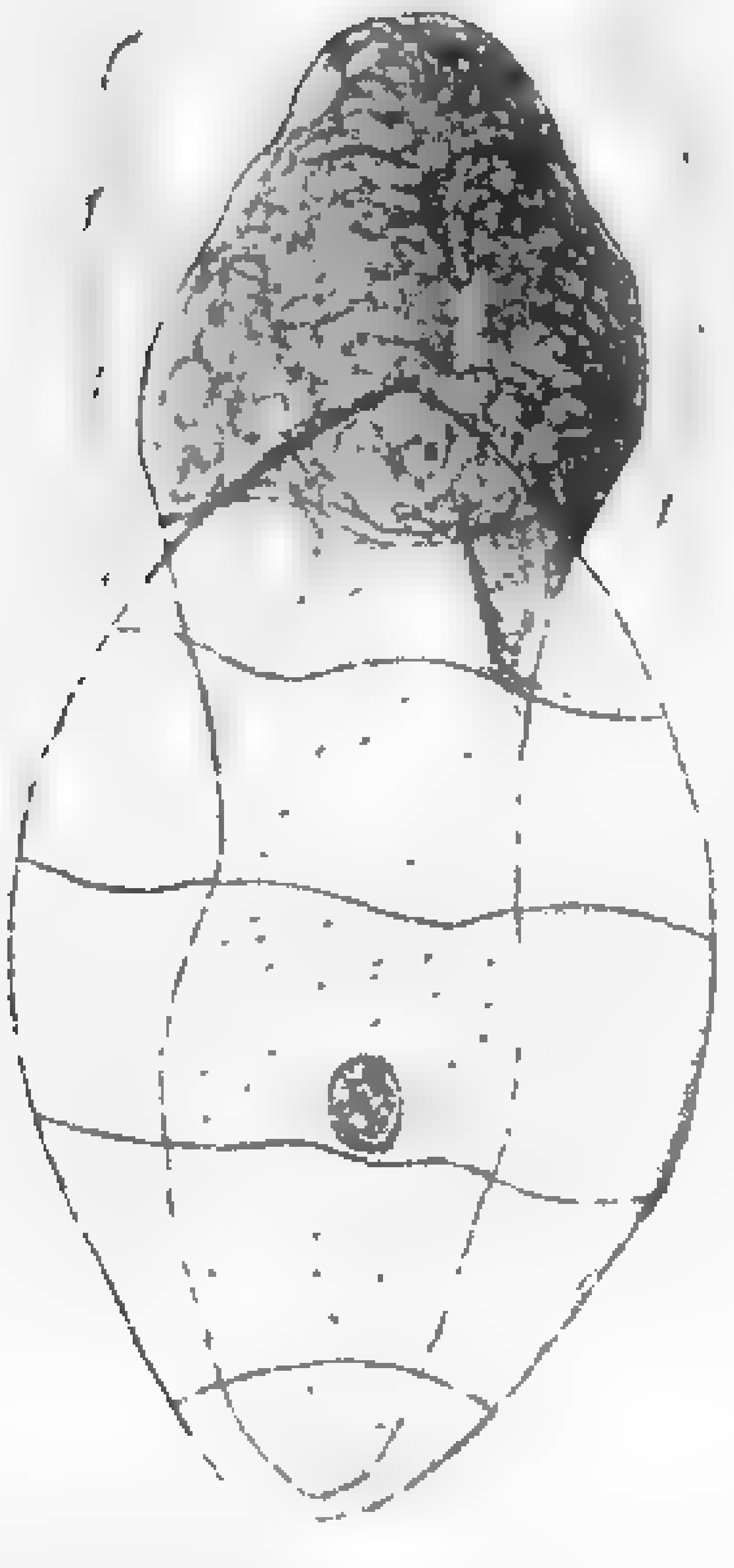
34.

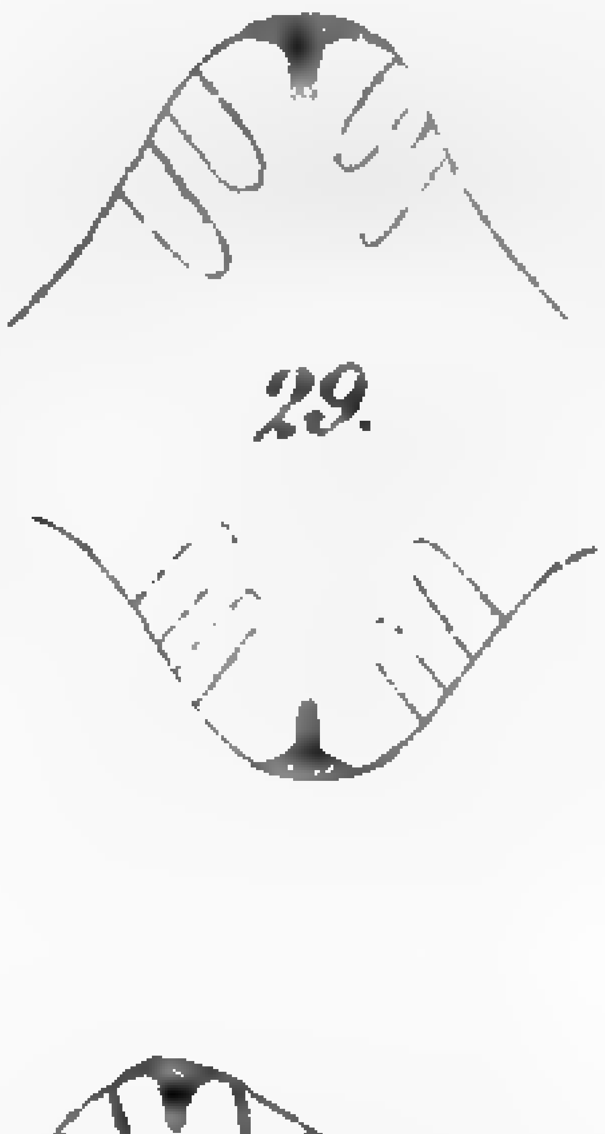


32.

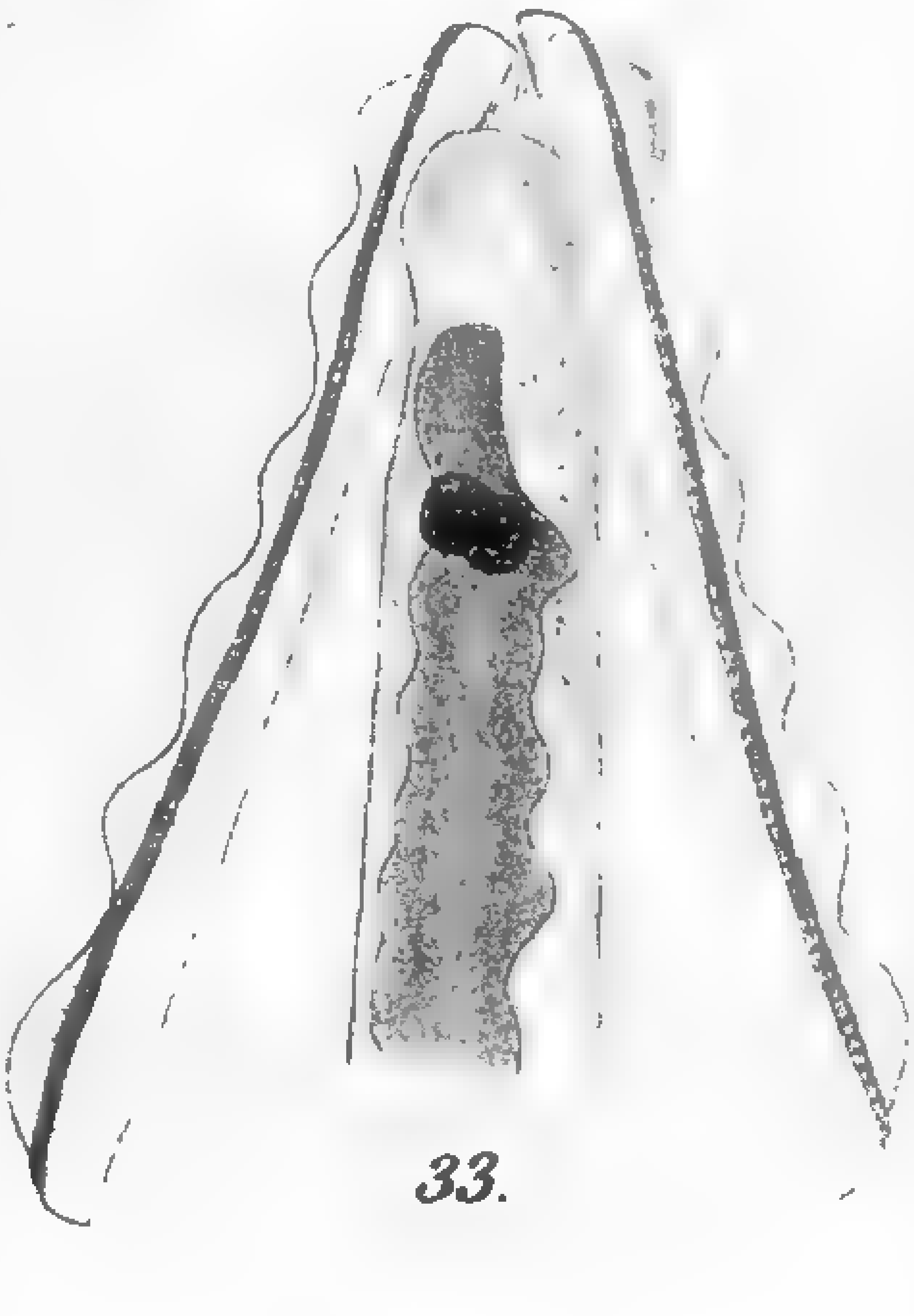


31.

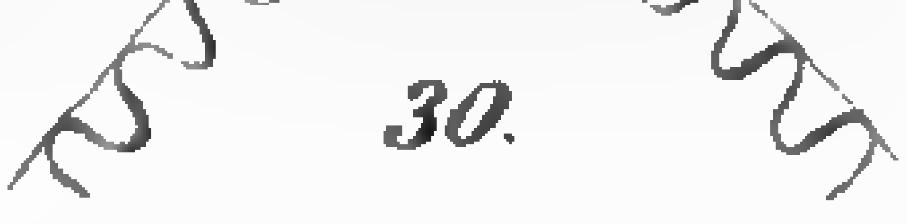




29.



33.

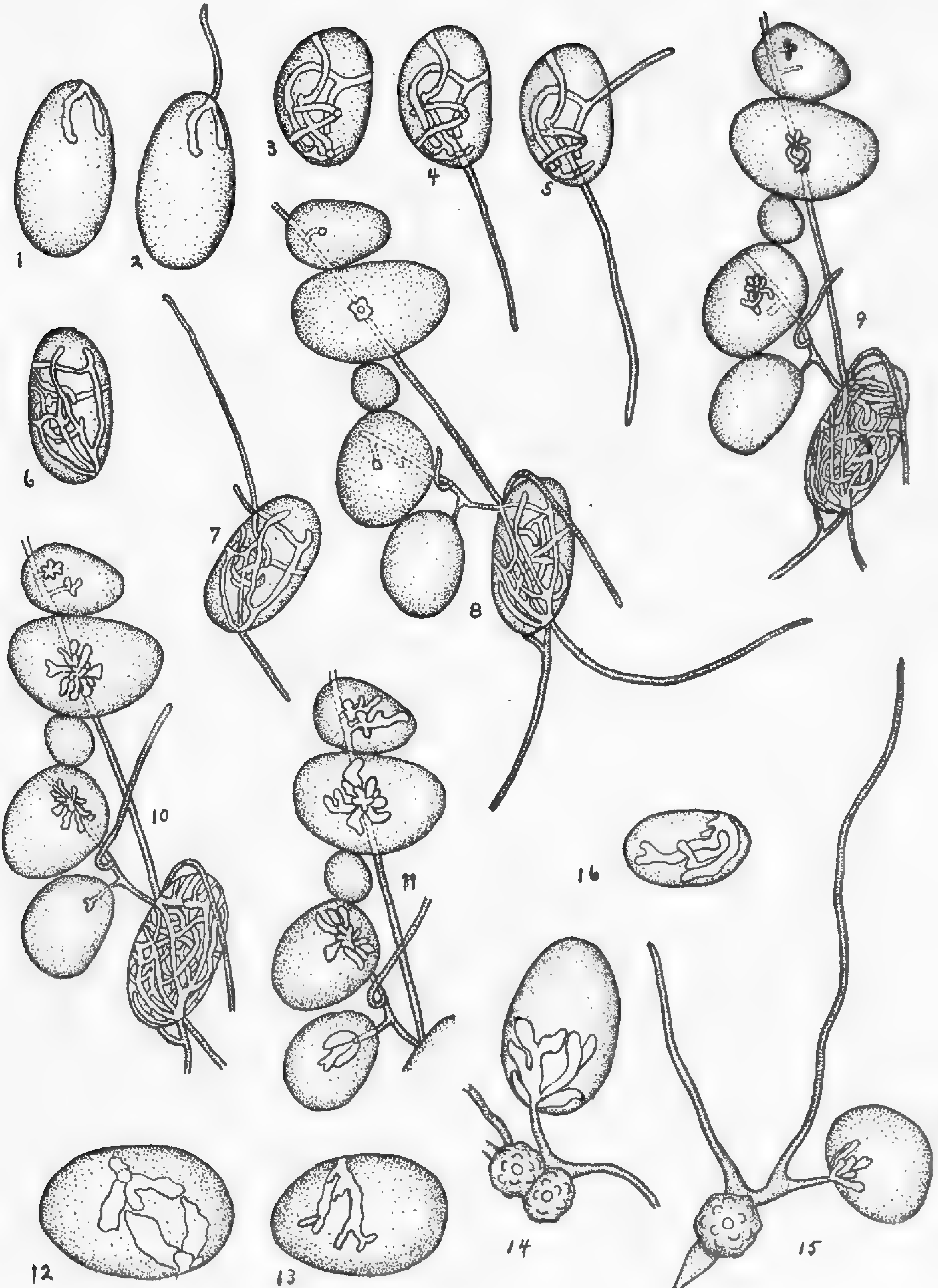


30.

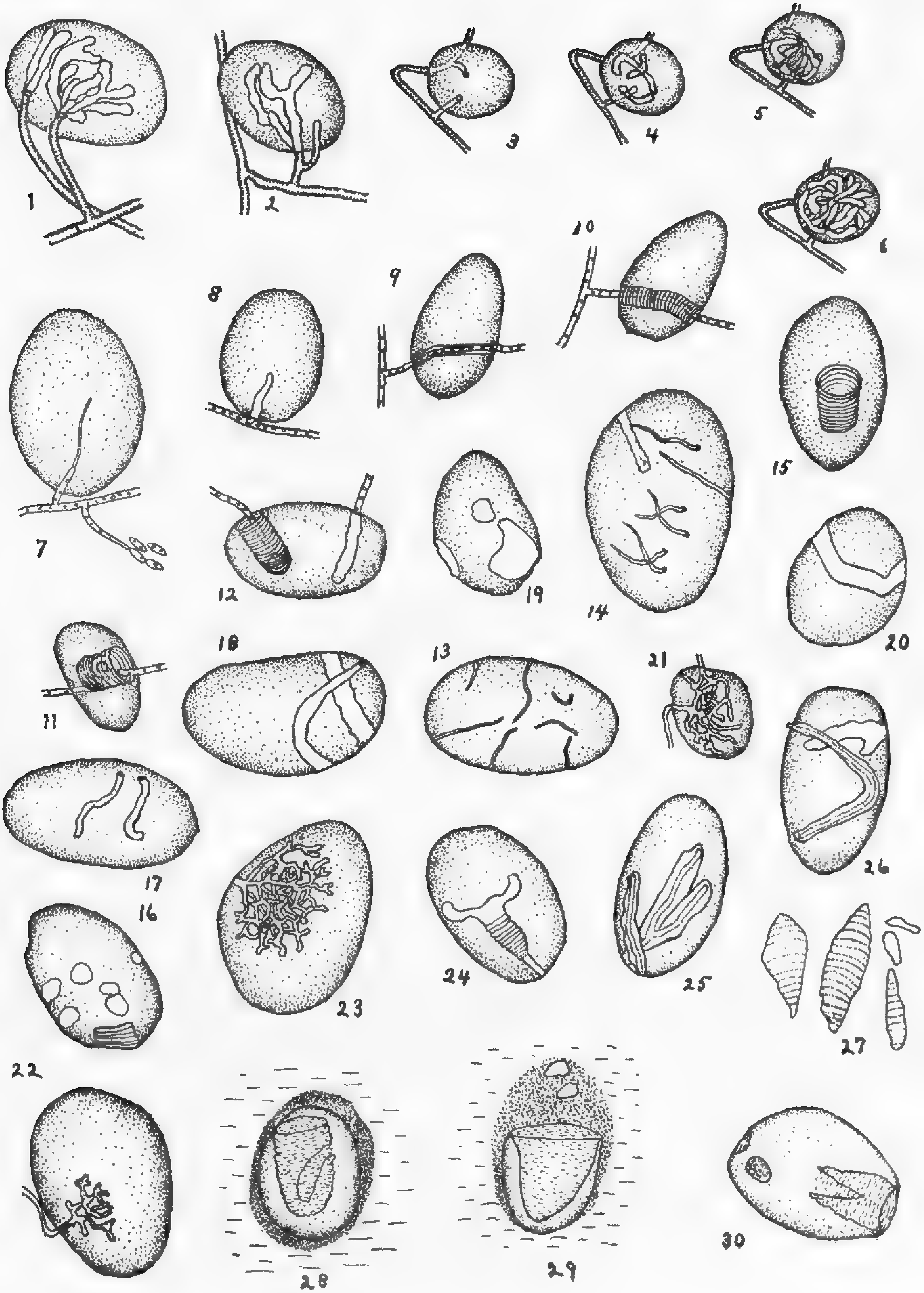
gez. v. G.Karsten.

L.J.Thomas, Lith. Inst, Berlin S.53

Tafel XI.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16

Tafel XII.



FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

87. BAND. — JAHRGANG 1900.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL
Professor der Botanik in München.

Heft IV (Schluss des Bandes) **mit 5 Tafeln und 120 Textfiguren.**
Erschienen am 5. Oktober 1900.

Inhalt: GEORGE P. BURNS, Beiträge zur Kenntniss der Stylidiaceen . . . . . Seite 313—354
C. van WISSELINGH, Ueber Kerntheilung bei Spirogyra . . . . . . „ 355—377
C. van WISSELINGH, Ueber mehrkernige Spirogyrazellen . . . . . „ 378—386
WILHELM BRENNER, Untersuchungen an einigen Fettpflanzen . . . . „ 387—439
W. ARNOLDI, Ueber die Ursachen der Knospenlage der Blätter . . . . „ 440—478
WILHELM RÖSSLER, Beiträge zur Kleistogamie . . . . „ 479—499
LITTERATUR: Jul. Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. — Dr. Alfred Fischer, Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas . . . . . „ 500—502
EINGEGANGENE LITTERATUR . . . . „ 502—504

MARBURG.
N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.
1900.

Bemerkung.

Das Honorar beträgt 20 Mk. pro Druckbogen, für die Litteraturbesprechungen 30 Mk. Die Mitarbeiter erhalten 30 Sonderabdrücke kostenfrei. Wird eine grössere Anzahl gewünscht, so werden für Druck und Papier berechnet:

Für	10	Exemplare	pro	Druckbogen	Mk.	1.20;	pro	einfarb.	einfache	Tafel	Mk.	—.30
„	20	„	„	„	„	2.50	„	„	„	„	„	—.60
„	30	„	„	„	„	3.80	„	„	„	„	„	—.90
„	40	„	„	„	„	5.—	„	„	„	„	„	1.20
„	50	„	„	„	„	6.50	„	„	„	„	„	1.50
„	60	„	„	„	„	8.—	„	„	„	„	„	2.—
„	70	„	„	„	„	9.20	„	„	„	„	„	2.50
„	80	„	„	„	„	10.50	„	„	„	„	„	3.—
„	90	„	„	„	„	11.50	„	„	„	„	„	3.50
„	100	„	„	„	„	13.50	„	„	„	„	„	4.—

Dissertationen und Abhandlungen systematischen Inhalts werden nicht honorirt; für solche, die umfangreicher als 4 Bogen sind, werden nur 4 Bogen honorirt; die Kosten für Abbildungen und Tafeln hat bei Dissertationen der Verfasser zu tragen. Da bei diesen von der Verlagshandlung nur die Herstellungskosten berechnet werden, so muss dieselbe Baarzahlung nach Empfang zur Voraussetzung machen. Bei fremdsprachlichen Manuskripten hat der Verfasser die Kosten der Uebersetzung zu tragen. Correcturentschädigungen, die von der Druckerei für nicht verschuldete Correcturen in Anrechnung gebracht werden, fallen dem Verfasser zur Last. Die Zahlung der Honorare erfolgt nach Abschluss eines Bandes.

Der Bezugspreis eines Bandes beträgt 20 Mark. Jedes Jahr erscheint ein Band im Umfang von mindestens 30 Druckbogen und zahlreichen Tafeln. Nach Bedürfniss schliessen sich an die Jahrgänge Ergänzungsbände an, welche besonders berechnet werden.

Manuskripte und Litteratur für die „Flora“ sind an den Herausgeber, Herrn Prof. Dr. Goebel in **München,** Friedrichstrasse 17/I, zu senden, Correcturen an die Druckerei von Val. Höfling, München, Lämmerstrasse 1. Alle geschäftlichen Anfragen etc. sind an die unterzeichnete Verlagshandlung zu richten.

N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung
Marburg (Hessen-Nassau).

Beiträge zur Kenntniss der Stylidiaceen.

Von

George P. Burns.

(Hiezu Tafel XIII u. XIV und 45 Textfiguren.)

Die Familien der Lobeliaceen, Campanulaceen, Goodeniaceen, Stylidiaceen und Cucurbitaceen bilden die Ordnung der Campanulinen. Baillon[1]) stellte die Stylidiaceen unter dem Namen Phyllachnaceen zu den Campanulaceen und bei Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien, führen sie den Namen Candolleaceen nach dem Vorschlag Ferd. v. Müller's.

Die Familie ist klein und ihr Verbreitungsgebiet ist hauptsächlich Australien, Neuseeland und Hinterindien. Eine einzige Art findet sich in Chile[2]).

Meist sind es Pflanzen von grasartigem Habitus, doch zeigen viele auch ein anderes Aussehen und äusserst verschiedene Grössenverhältnisse und Lebensdauer. Eine von den kleinsten Arten ist S. calcaratum R. Br. Diese Pflanze erreicht selten eine Höhe von 10 cm. Im Gegensatz hierzu erlangt die einzige kletternde Pflanze der Familie, S. scandens R. Br., meinem Exemplare nach, eine Länge von über einen Meter. Die Grösse der übrigen Stylidiumarten hält zwischen diesen beiden Extremen die Mitte.

Während die meisten Stylidiumarten ausdauernd sind, gibt es einige einjährige, wie z. B. S. calcaratum R. Br. Bei ausdauernden Arten ist der vegetative Stamm meist reducirt und dicht beblättert, z. B. S. streptocarpum Sond., S. diversifolium R. Br. u. s. w. Aus ihm erhebt sich der meist laubblattlose Blütenschaft. Bei einigen dagegen, S. adnatum R. Br., S. fasciculatum R. Br., wächst der Stamm, zuerst normal, dann stellt er sein Wachsthum ein, und die letzten Internodien bleiben getaucht. Infolge dessen kommt eine büschelige Stellung der oberen Blätter zu Stande. Aus diesem Blattbüschel erheben sich die Blütenschäfte. In einer späteren Vegetationsperiode werden in den Achseln dieser Blätter Seitenknospen angelegt, welche das Wachsthum wiederholen. Bleiben die Blattreste der jeweiligen Vegetationsperiode erhalten, so bilden sie um den Knoten eine kleine büschelige Verbreiterung, z. B. S. bulbiferum. (Eine gute Abbildung

---

1) Baillon in Hist. des plantes VIII p. 317.

2) Phillipi R. A., Ref. in Just. 1893, p. 139.

dieser Pflanze findet sich in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien IV. Theil Ab. 5 p. 80.)

In den Achseln der Blattbüschel werden meist mehrere Seitenknospen angelegt, welche, weil der Vegetationspunkt zur Blüthenbildung aufgebraucht wird, das Wachsthum fortsetzen müssen. Die Axe ist demnach sympodial aufgebaut.

Schönland[1]) gibt für S. junceum R. Br. ein sympodiales Rhizom an. Dies habe ich nicht beobachten können, wegen Mangels an Material.

Die Blätter weichen bezüglich ihrer Grösse und Gestalt sehr viel von einander ab. Sie sind gewöhnlich grundständig. Am Blüthenstengel sind die Blätter äusserst reducirt. Einige Arten, S. scariosum DC., S. junceum R. Br., fallen besonders durch den Mangel an functionsfähigen Blättern auf. Am Grunde der kräftigen Blütenschäfte, die eine Länge von 30 cm erreichen, sitzen kleine, nadelförmige Blättchen, weche höchstens eine Länge von 3 cm erreichen. Ein anderes Extrem zeigt uns S. reduplicatum R. Br. Hier umgeben grasartige Blätter den 35 cm langen Blüthenschaft in grosser Zahl und erreichen mit ihm die gleiche Höhe.

Die Blüthenstände sind gewöhnlich Trauben, S. saxifragoides Lindl., S. graminifolium Sw. u. s. w., oder Rispen, S. reduplicatum R. Br., S. spinulosum R. Br. Es kommen aber auch Dichasien vor, z. B. S. calcaratum R. Br.

Die Blüthen sind im Allgemeinen ziemlich klein aber lebhaft gefärbt und vermögen durch ihre Stellung auf einem Blüthenschaft und ihre Zahl als Schauapparat zu wirken, S. adnatum R. Br. Sind nur wenige Blüthen vorhanden, so sind dieselben meist grösser, wenn wir die Verhältnisse zur Pflanze berücksichtigen, z. B. S. calcaratum.

Die folgende Arbeit wurde auf Veranlassung von Herrn Prof. Dr. Goebel im Kgl. pflanzenphysiologischen Institut angefertigt.

In gütigster Weise wurde mir von demselben reichliches, von ihm selbst in Australien gesammeltes Alkoholmaterial, welches mir die Arbeit sehr erleichterte, sowie Herbarmaterial zur Verfügung gestellt.

Es sei mir gestattet, hiefür, besonders aber für die rege Antheilnahme und die freundliche Hülfe, welche mir Herr Prof. Dr. Goebel bei meiner Arbeit zu Theil werden liess, meinen verbindlichsten Dank zu sagen.

---

1) Schönland in Nat. Pflanzenfam., IV. Theil, Abth. 5, 1889, p. 80—81.

Auch Herrn Prof. Dr. Radlkofer bin ich für die Ueberlassung des Herbarmaterials zu Dank verbunden.

Ferner möchte ich auch an dieser Stelle Herrn Assistent Dunzinger danken für die freundliche Unterstützung bei der Anfertigung der Tafel XIV und für seine Hülfe bei der Redaktion des deutschen Textes.

Hautgewebe.

Das Hautgewebe ist bei den verschiedenen Arten verschieden ausgebildet. Die Epidermis besteht bei allen Arten aus einer Schicht von Zellen. Dieselbe ist jedoch nicht gleichartig und es zeigen nicht nur die Zellen verschiedener Blattflächen, sondern auch diejenigen einer und derselben Blattfläche verschiedene Beschaffenheit. Hiefür bietet ein gutes Beispiel Stylidium fasciculatum R. Br. Die Zellen der oberen Epidermis sind bei dieser Pflanze beinahe quadratisch und unter einander gleich. Bei Betrachtung der Unterseite fällt es zunächst auf, dass die Spaltöffnungen auf zwei Bändern liegen. Die Zellen dieser Bänder zeigen gewellte Ränder und eigenthümliche ungleichmässige Verdickungen wie Fig. 1. Zur Begrenzung dieser Spaltöffnungen führenden Gruppen dienen drei aus rechteckigen mit gleichmässig verdickter Wandung versehenen Zellen gebildete Zellgruppen.

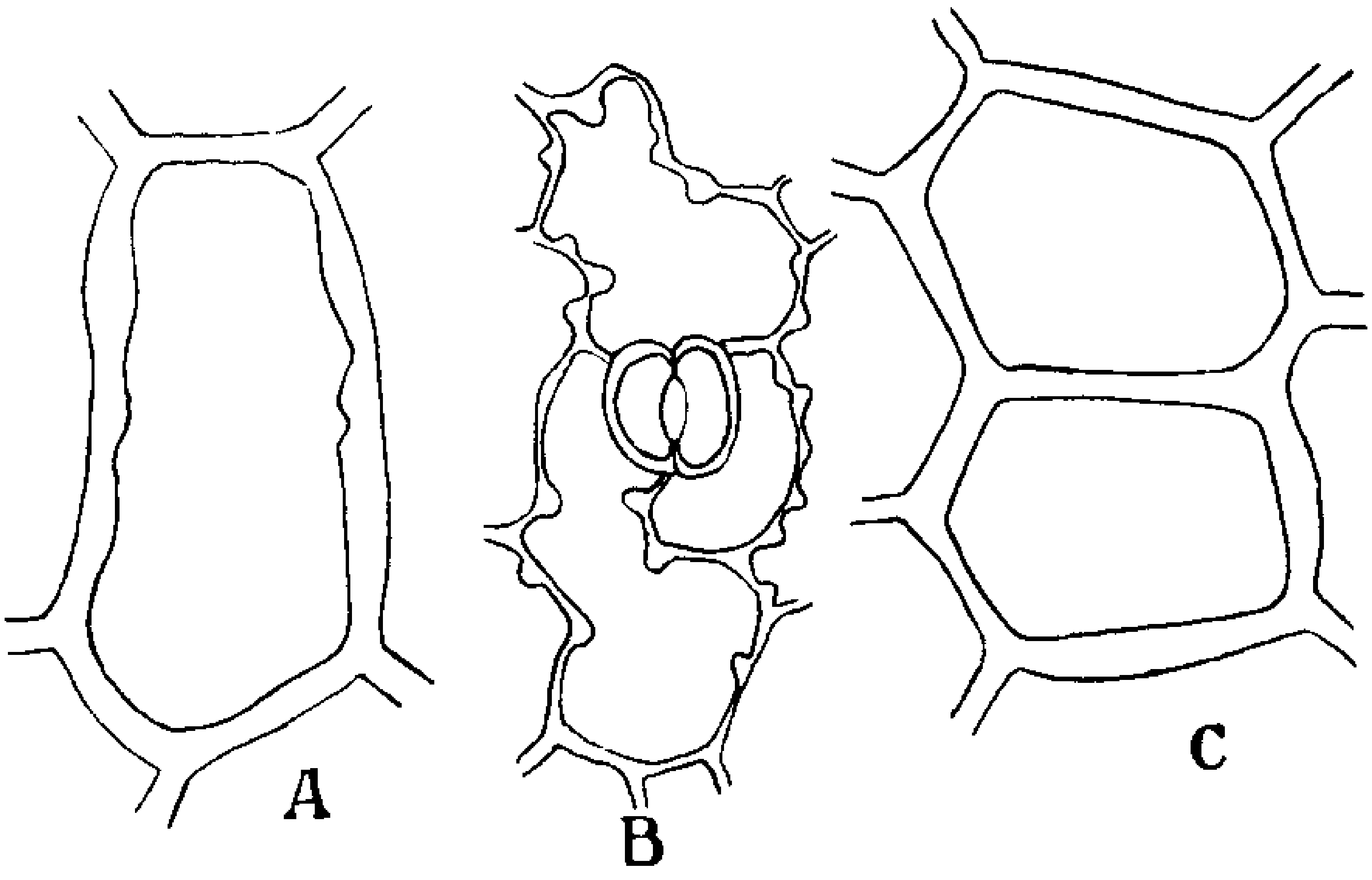


Fig. 1. Epidermiszellen eines Blattes von S. streptocarpum. *C* Zellen aus der oberen, *A* u. *B* Zellen aus der unteren Epidermis.

Die durch Fig. 1 *B* illustrirte eigenthümliche Verdickung der Zellwand kommt bei anderen Stylidium-Arten auch vor, ist aber nicht charakteristisch für die Familie. Dieselbe findet sich auch bei Stylidium adnatum R. Br., S. amoenum R. Br., S. Brunonianum Benth., S. pilosum Labill., S. guttatum R. Br., S. spinulosum R. Br., S. streptocarpum Sond., S. scandens R. Br.

Die Blätter verschiedener Arten, z. B. S. reduplicatum R. Br., S. eriopodum DC. u. s. w., zeigen auf dem Querschnitt scheinbar eine mehrschichtige Epidermis, deren Zellen mit sehr starken, verdickten Wänden versehen sind. Fig. 2. Ein Längsschnitt aber lehrt uns, dass auch hier eine nur einschichtige Epidermis vorhanden ist. Die Epidermiszellen sind hier ungewöhnlich hoch und stehen nicht senkrecht, sondern schief zur Blattfläche, so dass man auf dem Querschnitt die Lumina mehrerer neben einander stehender Zellen trifft, welche nun scheinbar übereinander liegen. Fig. 3. Eine derartige Schiefstellung der Epidermiszellen findet sich jedoch nur auf der Blattspreite, wo man eine solche überhaupt unterscheiden kann, und auch hier ist die Erscheinung localisirt auf bandförmige Gruppen, zwischen welchen zwei bis vier Gruppen von Zellen mit gewöhnlicher Lagerung sich befinden, und wo auch die Spaltöffnungen liegen.

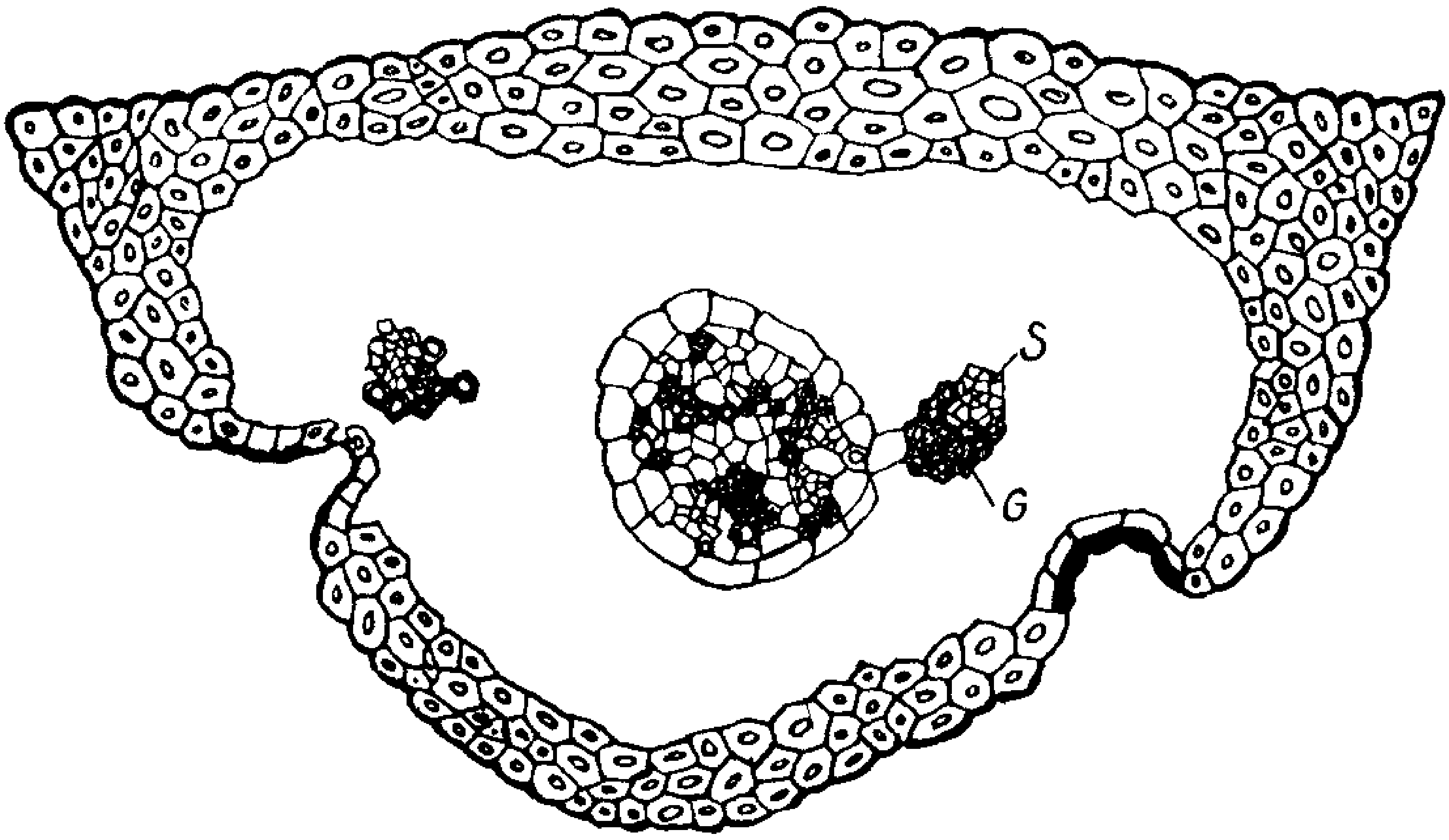


Fig. 2. Querschnitt durch das Blatt von S. eriopodum. Das Mesophyll ist nicht gezeichnet. *S* Siebröhren, *G* Gefässe.

Diese schief zur Blattfläche verlaufenden Epidermiszellen sind von sehr verschiedener Grösse, und, während sie bei S. junceum R. Br. mehr isodiametrisch sind und auf dem Längsschnitt die Gestalt eines Rhombus mit verhältnissmässig geringer Längenverschiedenheit der Diagonalen aufweisen, zeigen die von S. eriopodum DC., S. pilosum Sond. u. s. w. eine mehr faserähnliche Gestalt und ihr Längsschnitt könnte als ein Rhombus aufgefasst werden, dessen eine Diagonale, ca. 40mal, so lang ist wie die andere. Ihre Länge beträgt oft 2mm. Fig. 4.

Die Blattzähne, welche Bentham als systematisches Merkmal braucht, sind nichts anderes als die hervorragenden Spitzen dieser

Epidermiszellen. Derartige hervorragende Zellen kommen nicht nur an dem Blattrand vor, sondern man findet sie auch auf der ganzen Blattoberfläche, z. B. S. scariosum DC.

Zwischen den Epidermiszellen befinden sich typische Hoftüpfel, welche am schönsten bei S. streptocarpum Sond. zu sehen sind, wo sie nicht nur bei den schiefliegenden Zellen, sondern auch bei geradestehenden Epidermiszellen sich finden (Fig. 6). Alle Uebergangsformen zwischen einfachen Tüpfeln und ganz typischen Hoftüpfeln waren zu beobachten. Hoftüpfel zwischen Epidermiszellen waren bei S. streptocarpum Sond., S. fasciculatum R. Br., S. eriopodum DC., amoenum R. Br., S. lineare Sw., S. guttatum R. Br., S. scandens R. Br. zu beobachten.

Auch einige Niederblätter, z. B. von S. rhynchocarpum Sond., zeigen die schiefstehenden Epidermiszellen, während die meisten nur gewöhnliche Epidermiszellen besitzen.

Die Entwickelungsgeschichte der Blätter lehrt uns, dass diese Erscheinung der schiefgestellten Epidermiszellen durch das starke Spitzenwachsthum der jungen Zellen zu Stande kommt. Der Vegetationspunkt ist von einer Hülle steifer Haare umgeben. Das sind die Spitzen der jungen Blätter. Diese Spitzen erreichen sehr frühzeitig ihre definitive Grösse und ihre Zellen verlieren sehr bald den Inhalt. Bei S. saxifragoides Lindl., S. bicolor Lindl. u. s. w. sind diese haarförmigen Blattspitzen besonders auffällig. Man sieht sie mit unbewaffnetem Auge als ein 1 cm langes weisses Haar. Deswegen gibt Lindley den Namen S. ciliatum statt S. saxifragoides.

Später sieht man auf der Blattspreite vier Reihen von Zellen, bei welchen kein Spitzenwachsthum stattfindet. Zwischen diesen liegen die jungen Spaltöffnungen (Fig. 7). Dieses Wachsthum findet nur in jungen Stadien statt, wesshalb bei einem alten Blatte die Haarspitzen nicht länger sind als bei einem ziemlich jungen. Gewöhnlich wachsen die Zellen gleichmässig schnell und auf diese Weise kommt eine glatte Oberfläche zu Stande; allein in anderen Fällen eilen einige Zellen im Wachsthum voraus und ragen dann über die Oberfläche hervor. Bei einigen findet dies nur am Rande statt, z. B. S. graminifolium Sw., bei anderen, wie

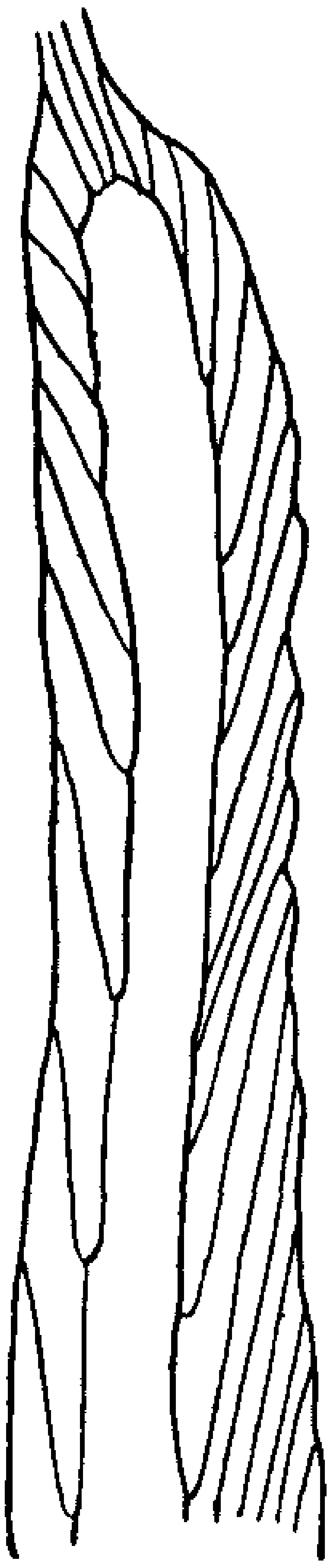


Fig. 3. Längsschnitt durch den oberen Theil der Blätter von S. saxifragoides. Das Mesophyll ist nicht gezeichnet.

z. B. S. scariosum DC., auf der ganzen Blattoberfläche, und dadurch wird die rauhe Beschaffenheit der Blätter verursacht.

Bei S. carnosum Benth. zeigen nur die Zellen des Blattrandes Spitzenwachsthum, und dadurch wird die Wellung desselben verursacht.

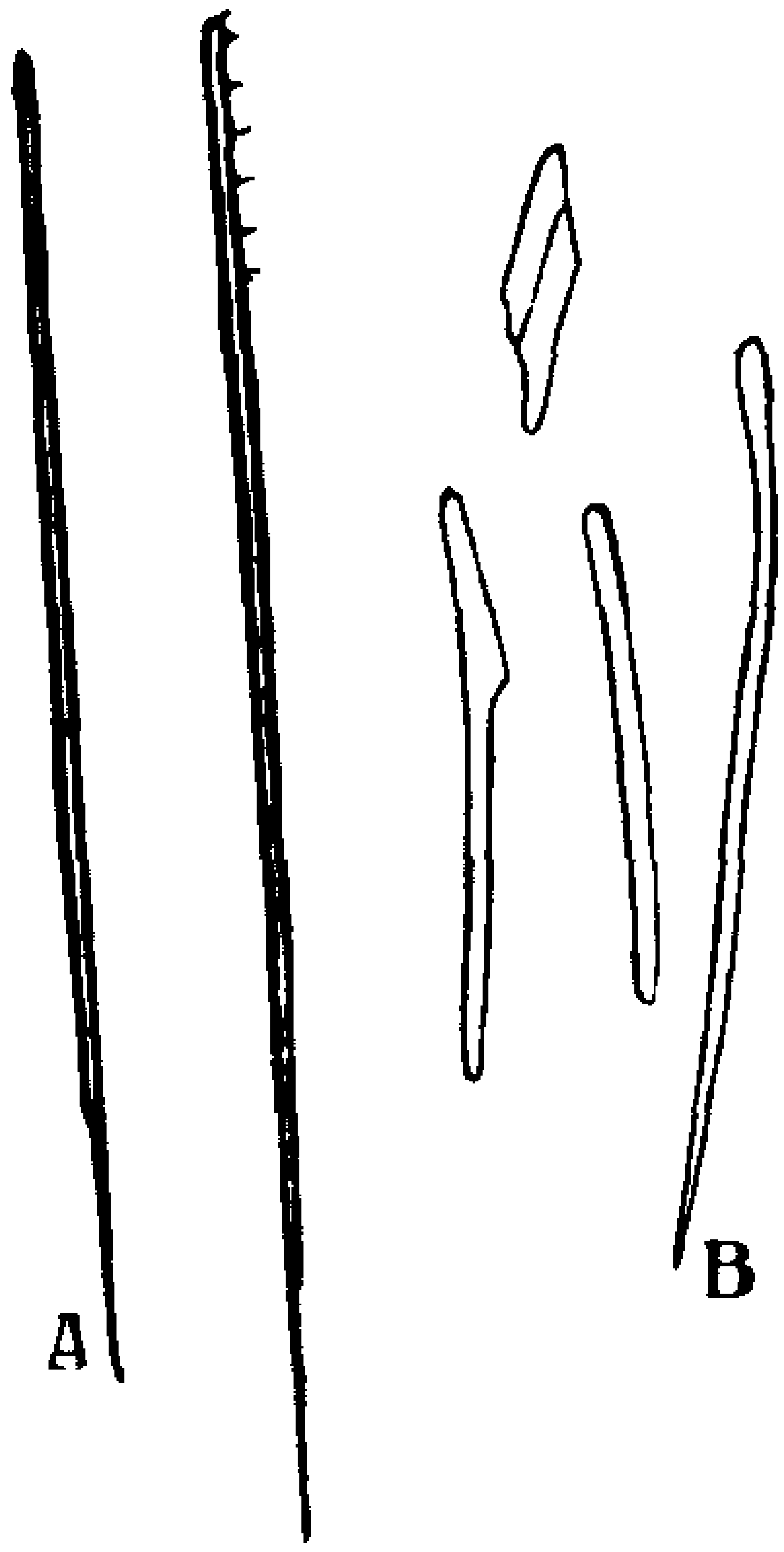


Fig. 4. Isolirte Epidermiszellen. *A* von S. eriopodum, *B* von S. saxifragoides.

Die Schiefstellung der Epidermiszellen findet sich nicht bei allen Arten der Familie, sie kommt aber bei vielen Arten vor, was bei der Besprechung der Blätter näher erörtert werden soll.

In allen Fällen gaben die verdickten Zellwände, abgesehen von der Cuticula, eine Cellulosereaction.

Dieses eigenthümliche Wachsthum des Blattes und seiner Epidermiszellen ist in biologischer Hinsicht für die Pflanzen äusserst wichtig. Die Blattspitzen dienen dem jugendlichen Vegetationspunkt als Schutz, zumal sie nicht gerade wachsen, sondern hin- und hergebogen gegenseitig fest miteinander verwoben sind und ausserdem eine Menge Schleim absondernder Haare einschliessen. Durch die Schiefstellung der Epidermiszellen wird derselbe Zweck erreicht wie durch eine mehrschichtige Epidermis, und bedenkt man, dass diese ganze Zelllage bedeckt ist von einer Cuticula, so müssen wir darin eine vorzügliche Einrichtung gegen Vertrocknung erblicken. Die starke Verdickung der Zellwände und die mehrfache Uebereinanderlagerung bildet zugleich ein kräftiges mechanisches Gerüst. Die Hoftüpfel, welche sich zwischen den Epidermiszellen befinden, lassen ausserdem den Schluss zu, dass sich in ihnen ein lebhafter Transpirationsstrom bewegt, weil diese Hoftüpfel bis jetzt nur im Wasserleitungsgewebe, an Tracheen und Tracheiden, bekannt sind.

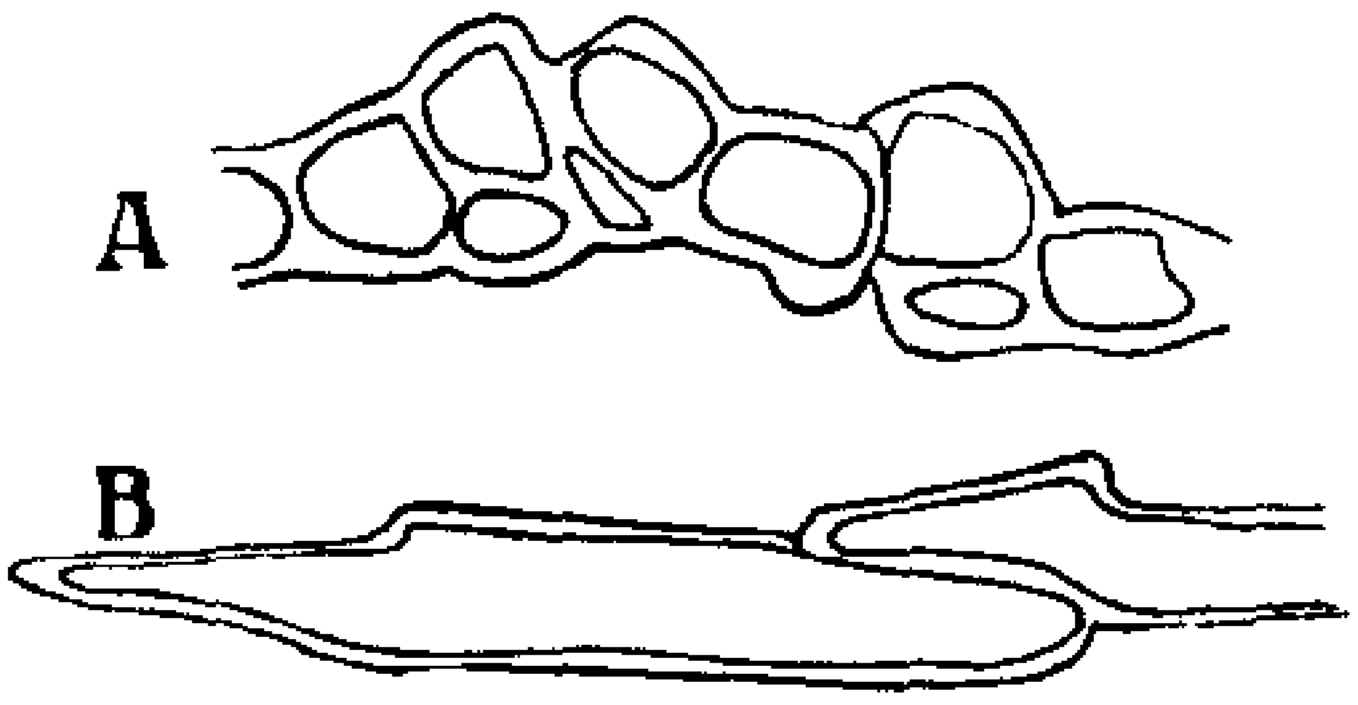


Fig. 5. Epidermiszellen von S. violaceum. *A* Querschnitt, *B* Längsschnitt.

Die Spaltöffnungen haben sehr verschiedene Stellung. Bald finden sie sich nur auf einer Seite, welche entweder die morphologische Unterseite ist, oder sie stehen auf der Oberseite, welche durch Drehung des ganzen Blattes zur Unterseite wird. In den meisten Fällen jedoch sind beide Seiten der Blätter mit Spaltöffnungen versehen, insbesondere bei jenen Arten, die nadelförmige Blätter besitzen, wie z. B. S. lineatum Sond., S. saxifragoides Lindl., S. bicolor Lindl., S. striatum Lindl., S. leptostachyum Lindl., S. laricifolium Lindl., S. debile J. Muell., S. luteum R. Br., S. soboliferum J. Muell., S. calcaratum R. Br., S. graminifolium Sw., S. petiolare Sond., S. eglandulosum J. M., S. pubigerum Sond., S. leptophyllum DC., S. Lehmannianum Sond., S. dichotomum DC., S. Brunonianum Benth., S. repens R. Br., S. Thesioides DC., S. breviscapum R. Br., S. squamellosum DC., S. diurioides Lindl.

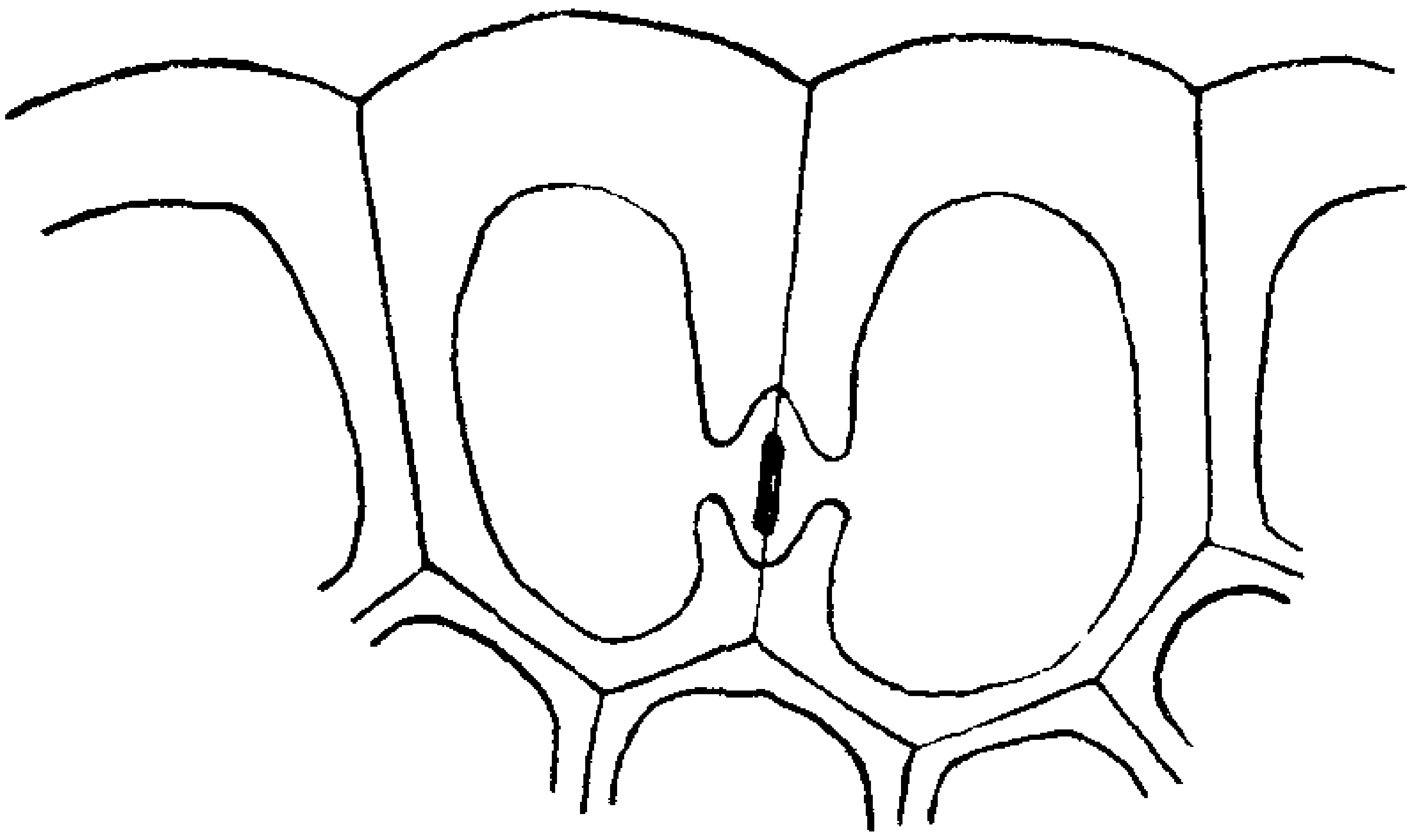


Fig. 6. Querschnitt durch den Hoftüpfel einer Epidermiszelle von S. streptocarpum.

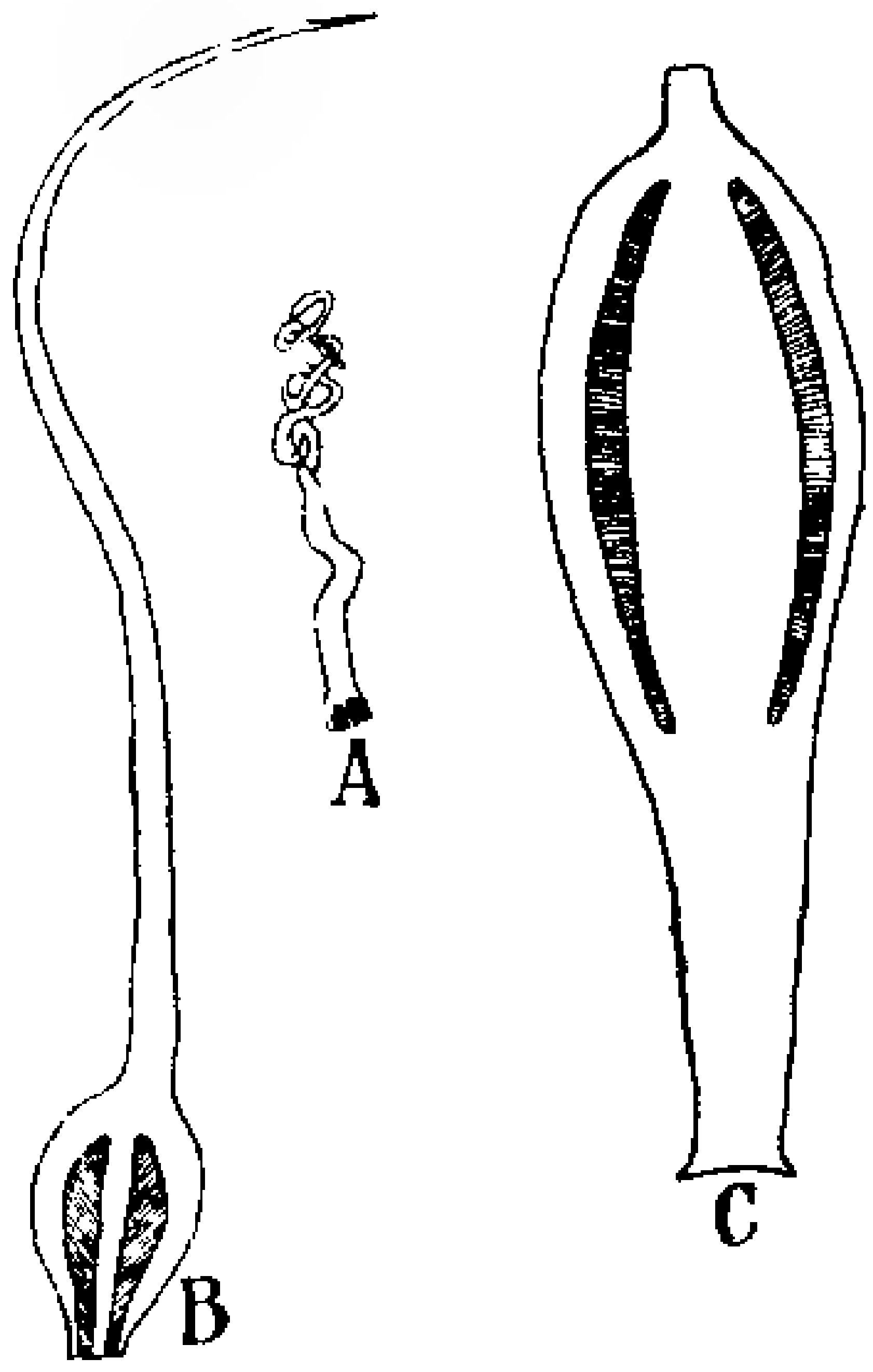


Fig. 7. Drei Stadien in der Entwickelungsgeschichte des Blattes von S. saxifragoides. Die Spaltöffnungen führenden Theile sind schraffirt.

Spaltöffnungen auf einer Seite waren bei sieben Arten vorhanden, S. pilosum Labill., S. reduplicatum R. Br., S. amoenum R. Br., S. lepidum J. v. Muell., S. scariosum R. Br., S. junceum R. Br., S. spinulosum R. Br.

Bei den meisten Arten, nämlich bei jenen, welche die eigenthümliche Schiefstellung der Epidermiszellen zeigen, sind die Spaltöffnungen zu bandförmigen Gruppen vereinigt. (Fig. 2, 31, 32 u. 33.) Es finden sich deren bei einigen Arten bald zwei, S. reduplicatum R. Br. u. s. w., bald vier, S. saxifragoides Lindl., welche auf beide Blattseiten vertheilt sind. Bei anderen Arten finden wir die Spaltöffnungen unregelmässig über eine oder beide Oberflächen vertheilt.

Durch eine grosse Anzahl derselben zeichnet sich S. petiolare Sond., durch eine sehr geringe S. eriopodum DC. aus.

Die Richtung der einzelnen Spalten ist meist parallel zu einander und zur Längsachse des Blattes.

Bei der Entwickelung der Spaltöffnungen können wir zwei Typen unterscheiden.

1. Durch eine Antikline wird von einer Epidermiszelle eine kleinere abgetrennt, welche die Spaltöffnungsmutterzelle darstellt. Fig. 8 *B*.

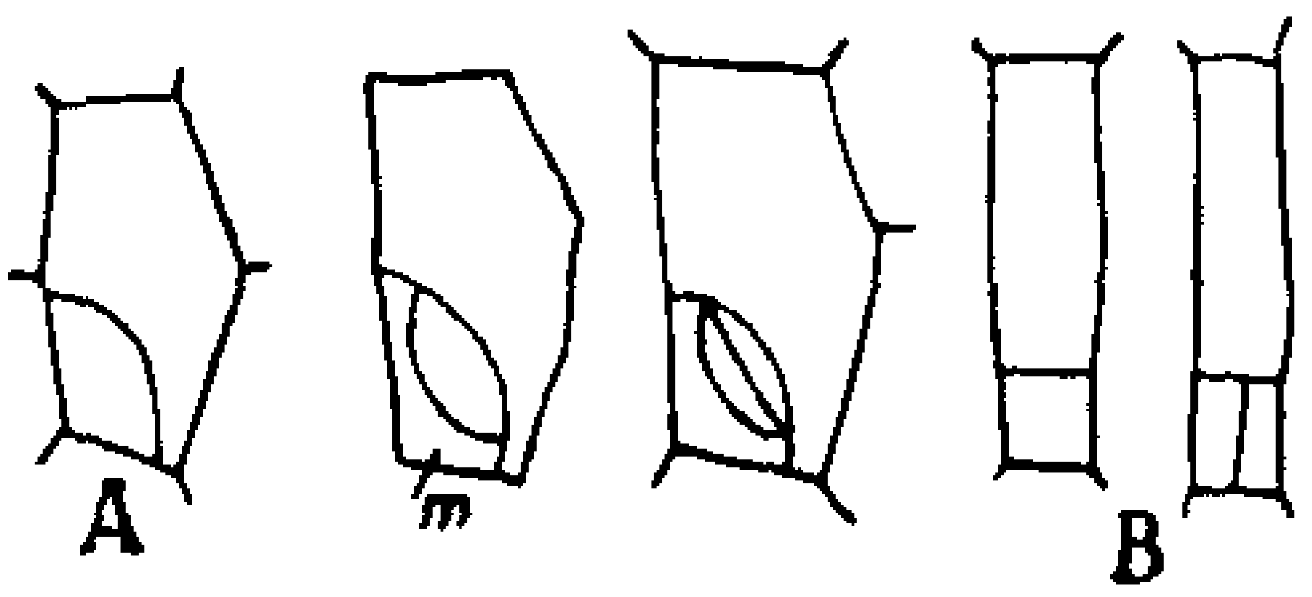


Fig. 8. Entwickelung der Spaltöffnungen. *A* S. saxifragoides, *B* S. eriopodum mit Nebenzelle.

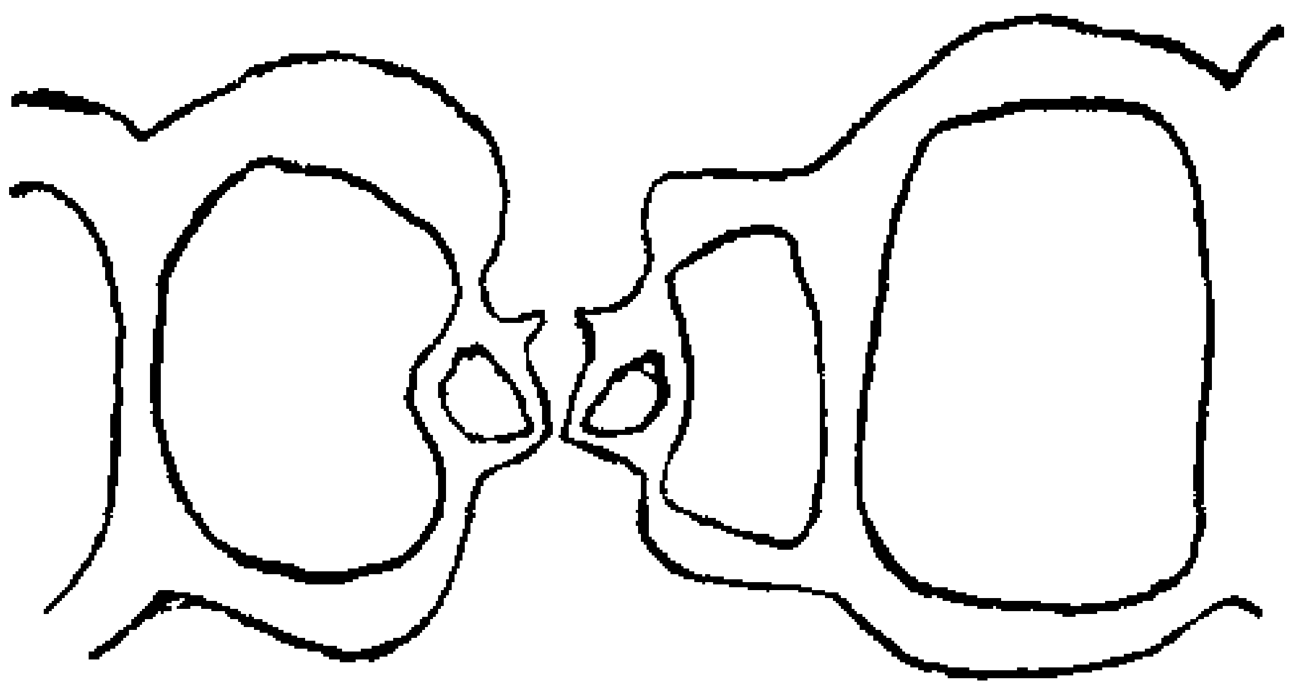


Fig. 9. Spaltöffnung von S. Brunonianum.

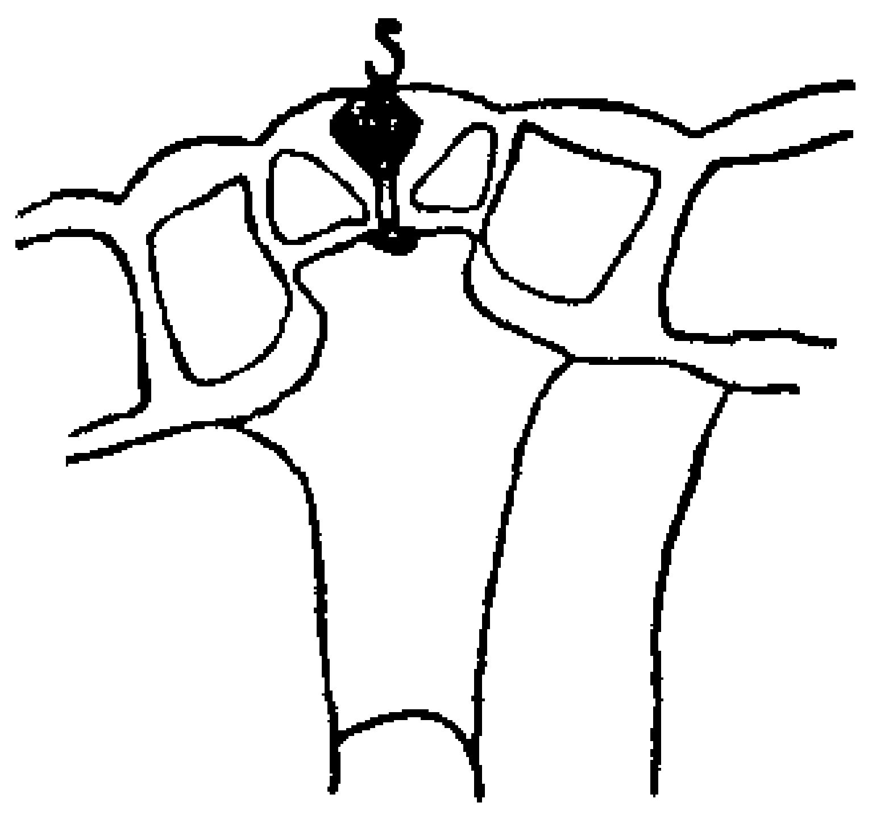


Fig. 10. Verstopfte Spaltöffnung von S. diversifolium.

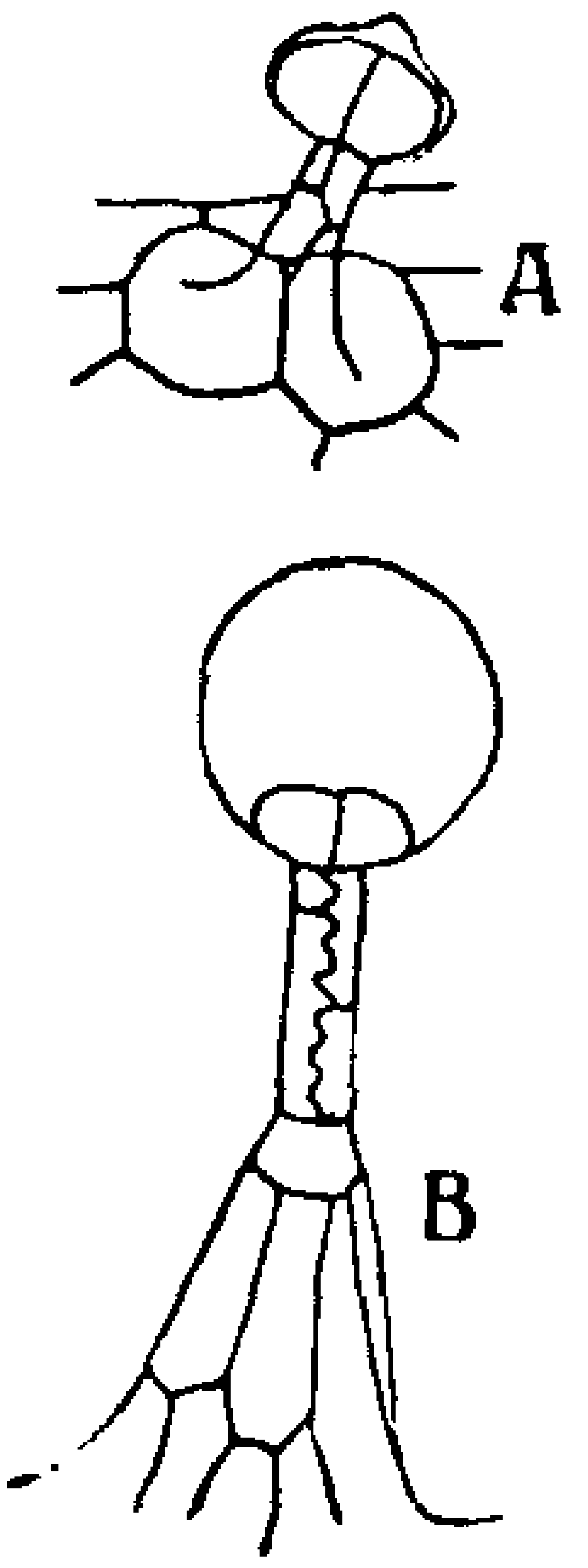


Fig. 11. Drüsenhaare von S. calcaratum. *A* vom Blatt, *B* vom Stengel.

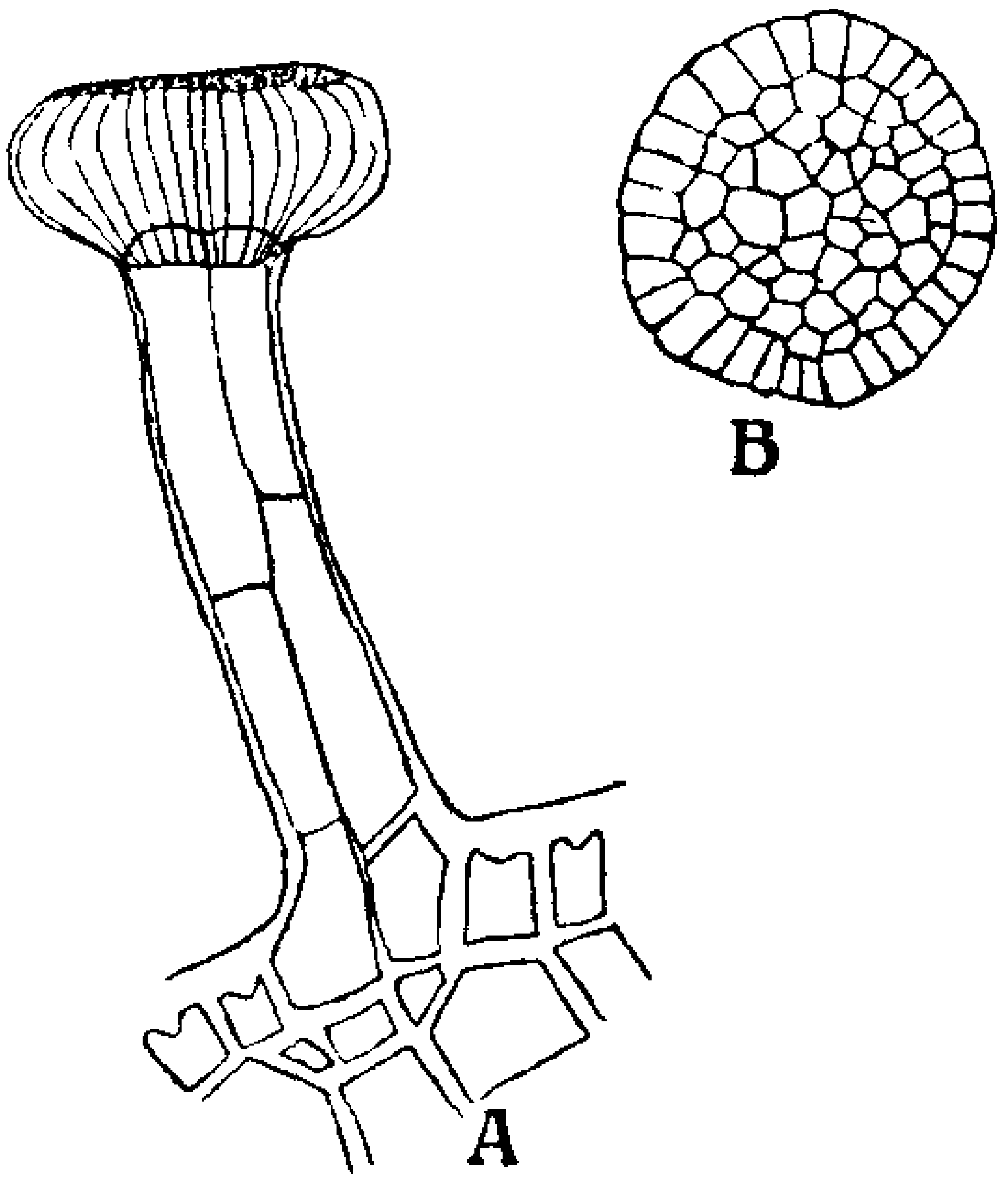


Fig. 12. Drüsenhaare von S. diversifolium, *B* von oben.

2. In den weitaus meisten Fällen aber folgt auf die erste Theilungswand eine zweite, welche sich uhrglasförmig an die erste anlegt und durch welche erst die Spaltöffnungsmutterzelle gebildet wird. Fig. 8 *A*. So entstehen Spaltöffnungen mit je einer Nebenzelle, Fig. 8 *A* und I *B*, welche allerdings durch späteres Wachsthum gewöhnlich nicht mehr so deutlich wahrnehmbar bleibt.

Bei S. calcaratum R. Br. sind einzelne Spaltöffnungen über die

Oberfläche erhöht, bei anderen dagegen, z. B. S. Brunonianum Benth., Fig. 9, sind sie in die Tiefe versenkt.

Gewöhnlich sind die Spaltöffnungen durch einen braunen Körper verstopft. Fig. 10.

Die Behaarung der Stylidiumarten besteht aus Drüsenhaaren und Schleimhaaren. Die Drüsenhaare haben eine sehr mannigfaltige Ausbildung. Die einfachsten und kleinsten finden sich bei S. calcaratum R. Br. Auf einem zweizellreihigen Stiele sitzt ein zweizelliges, stark angeschwollenes Köpfchen. Haare, welche sich am Fruchtknoten befinden, sitzen einem aus langgestreckten Zellen gebildeten Höcker auf. Bei den meisten findet sich auch eine eigenthümliche Wellung der Zellen, welche den Stiel bilden der gemeinsamen Innenwand (Fig. 11).

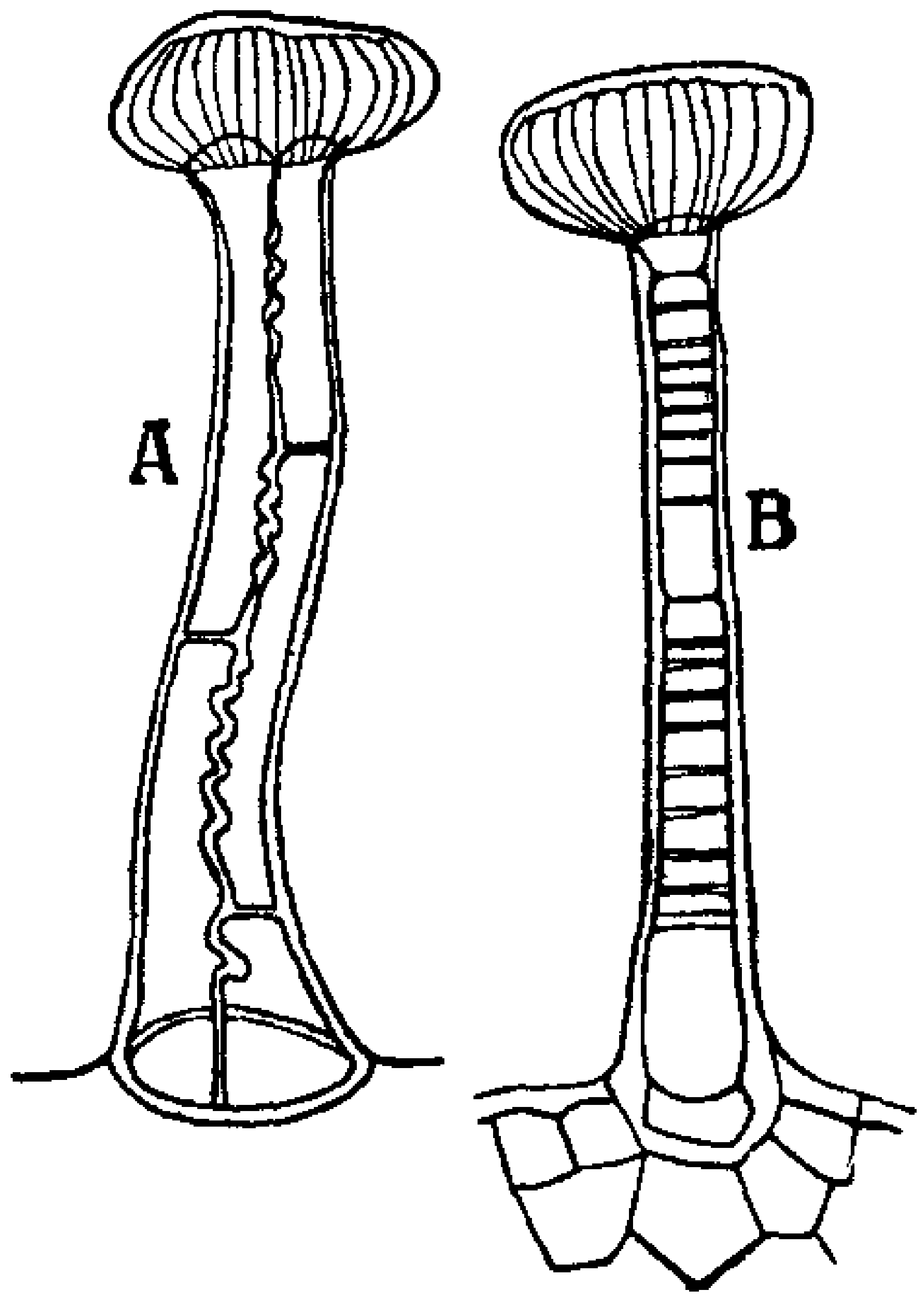


Fig. 13. Drüsenhaare von S. amoenum. *B um 90⁰ gegen A* gedreht.

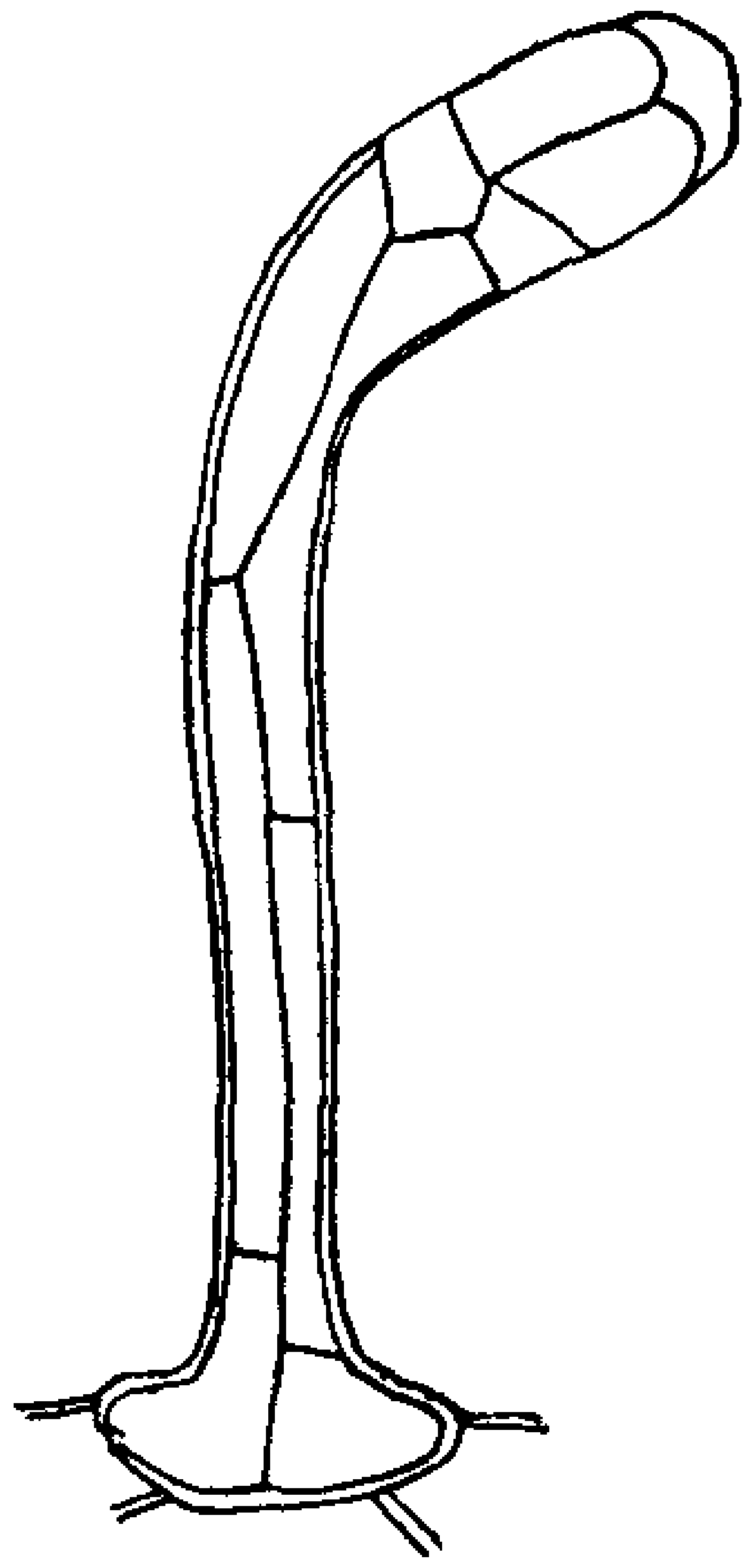


Fig. 14. Drüsenhaare von S. pilosum.

Etwas complicirtere und bedeutend grössere Haare desselben Typus zeigt S. diversifolium R. Br. auf dem Stengel. Sie fallen durch ihre Grösse auf, sowie durch grosse Anzahl gestreckter und parallel zu einander in einer Ebene liegender, das Köpfchen zusammensetzender Zellen. Fig. 12. S. amoenum R. Br. zeigt dieselben Haare wie S. diversifolium, doch findet sich auch hier noch die bei S. calcaratum schon erwähnte eigenthümliche Wellung und weiter eine starke Verdickung derselben. Fig. 13.

Genau dieselben Haare hat auch S. reduplicatum R. Br. Bei dieser Pflanze finden sich neben diesen Köpfchenhaaren, welche mehr in der Blüthenregion zu finden sind, an der Basis des Stengels auch solche ohne Köpfchen, welche gleichfalls die Wellung und Verdickung der mittleren Zellwände aufweisen. Zwischen diesen beiden Haarformen sind alle Uebergangsformen vorhanden.

Eine weitere Haarform finden wir dann bei S. pilosum Labill. Auf einem gleichfalls zweizellreihigen Stiele erhebt sich ein schwach keulenförmiges Köpfchen, welches aus mehreren Etagen zu je vier Zellen sich aufbaut. Fig. 14. Diese Haarform leitet zu jener über, welche wir bei S. lineatum Sw. auf den grundständigen Blättern kennen lernen. Auf einem zweizellreihigen äusserst langen Stiele sitzt ein kleines Köpfchen. Dasselbe besteht aus einer grossen Zahl von Zellen, welche durch abwechselnde Periklinen und Antiklinen gebildet worden sind. Fig. 15. Diese Haare finden sich auf dem Blüthenschaft und bei einigen Arten, S. lineatum Sw., S. calcaratum R. Br. u. s. w., auf den grundständigen Blättern. In der Nähe der Blüthen sind sie sehr zahlreich, besonders auf dem Fruchtknoten und auch auf den Kelchblättern.

Die Köpfchen derselben sind durch einen im Zellinhalt gelösten Farbstoff lebhaft roth gefärbt. (S. calcaratum.) Durch eine sehr reiche Ausscheidung von ätherischem Oel dienen sie dazu, die Blüthen gegen kriechende Thiere zu schützen.

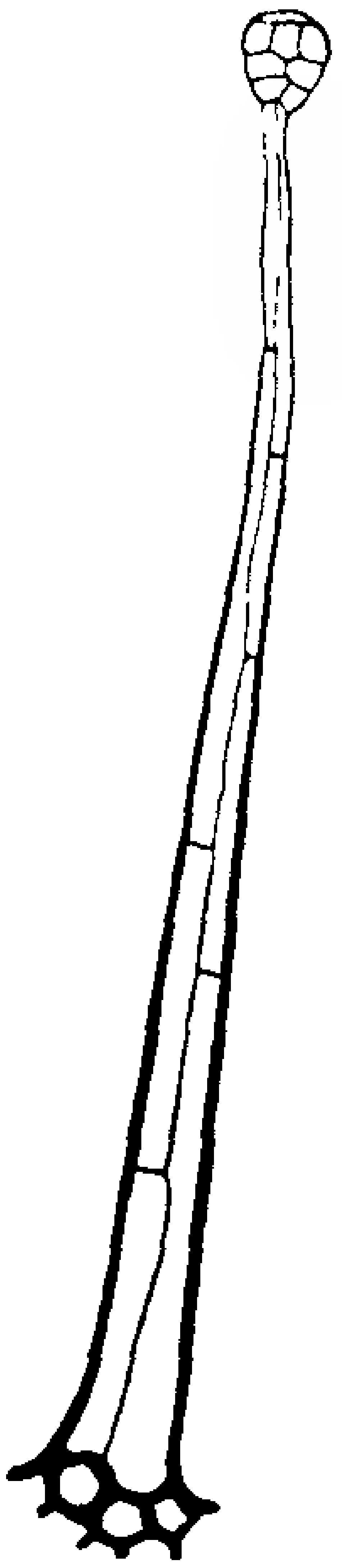


Fig. 15. Drüsenhaare von S. lineatum.

Während die bisher besprochenen Drüsenhaare sich auf dem Blüthenschaft und den Blättern fanden, können wir in den Blattachseln und in der Nähe der Vegetationspunkte anders gestaltete, sehr eigenthümliche Haare wahrnehmen. Dieselben sondern Schleim ab. Diese Schleimhaare zeigen bei den verschiedenen Arten sehr verschiedene Formen, die sich aber alle aus einer Grundform erklären lassen. Die dabei auftretenden Wachsthumsverhältnisse sind äusserst merkwürdig.

Diese Grundform finden wir bei S. adnatum R. Br. und wir wollen hier gleich die Entwickelungsgeschichte verfolgen. Eine Epidermiszelle treibt eine papillose Verwölbung, welche durch eine zur Epidermis parallele Querwand von der Epidermiszelle abgeschnitten wird. Eine zweite Parallelwand zur ersten theilt das junge Haar in eine untere Stielzelle und eine obere Kopfzelle. Die Kopfzelle wird durch mehrere auf einander folgende zu einander parallel und senkrecht auf der letzten Theilungswand stehende Wände in mehrere Zellen zerlegt. Diese lösen sich von einander, und zu gleicher Zeit wird die allen gemeinsame Cuticula abgehoben. So kommt ein Schleimhaar zu Stande, welches grosse Aehnlichkeit mit den Drüsenhaaren von Malotus philippinensis hat. Diese Form (Fig. 16) behalten die Schleimhaare bei S. adnatum R. Br. bei.

Bei anderen Arten jedoch ist damit das Wachsthum der Haare nicht abgeschlossen. Bei S. pilosum Sond. findet innerhalb der Cuticula noch eine Quertheilung der darin befindlichen einzelnen Zellen statt und dieselben sprengen die Cuticula, deren Reste am Grunde noch sichtbar sind, und umgeben sich mit einer neuen zweiten Cuticula. (Fig. 17.) Bei anderen wiederholt sich dieser Process mehrmals, so dass eine dritte und vierte Cuticula ausgeschieden wird und die Reste der älteren immer am Grunde der einzelnen Zellen des Haares sich finden. Es kommt sogar vor, dass die Endzelle eines derartigen Haares wiederum in zwei Theile zerfällt, die das Wachsthum der ersten Glieder wiederholen. S. saxifragoides. (Fig. 18.)

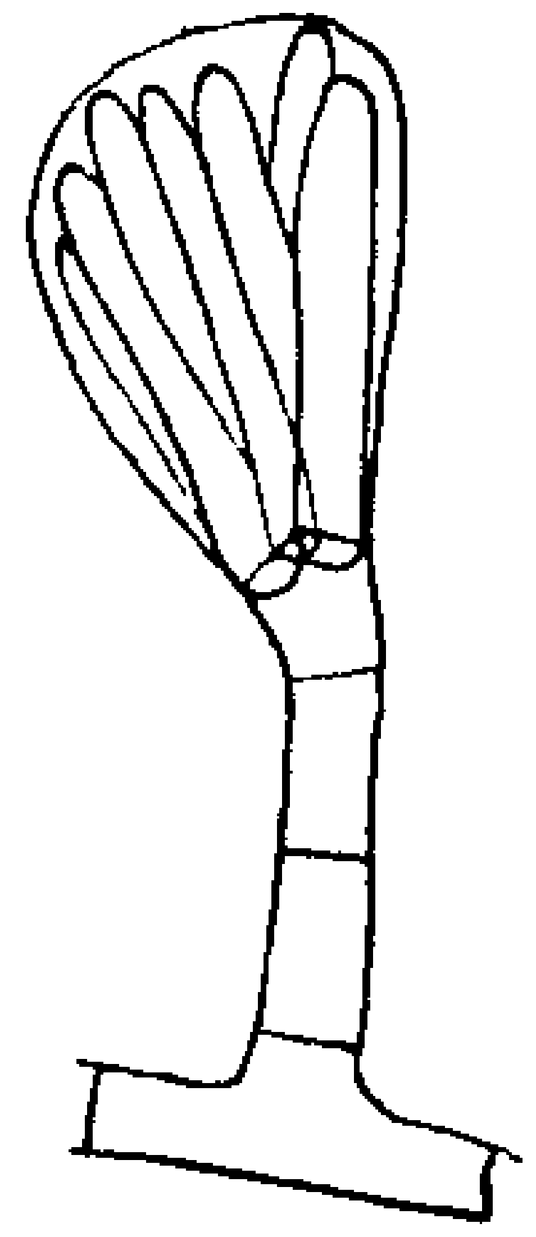


Fig. 16. Schleimhaar von S. adnatum.

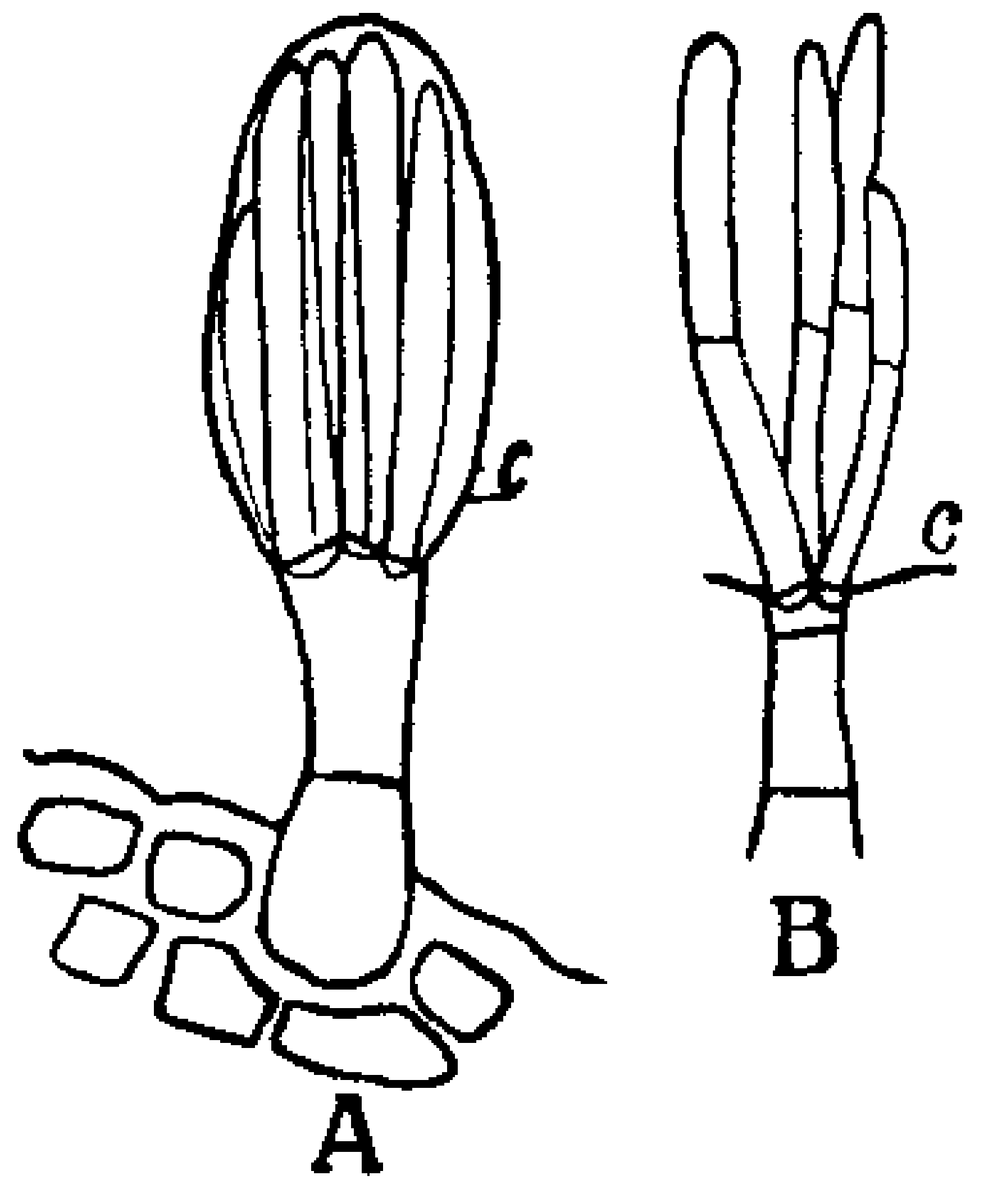


Fig. 17. Schleimhaare von S. pilosum, *c* Cuticula.

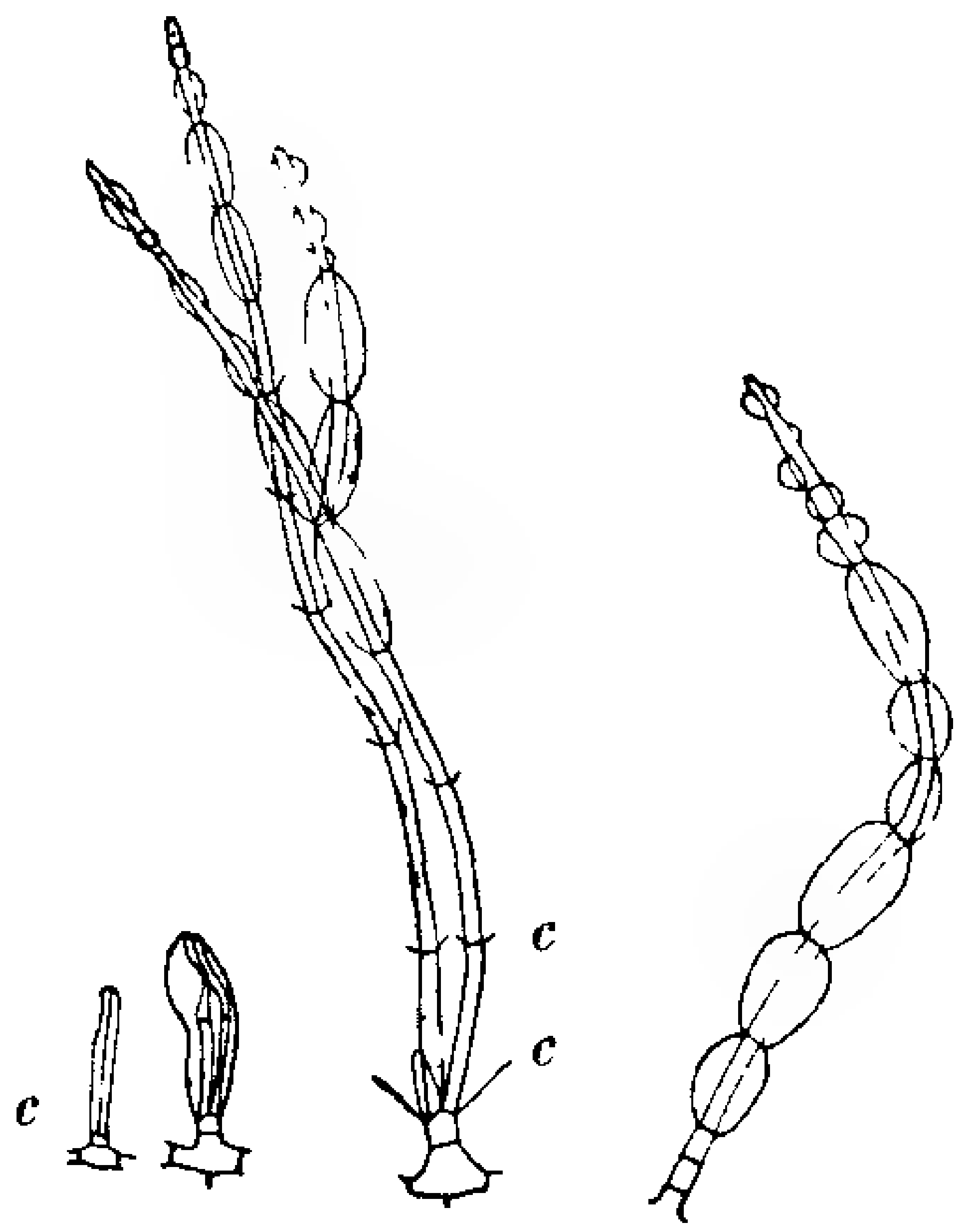


Fig. 18. Schleimhaare von S. saxifragoides, *c* Reste der Cuticula.

Bei sehr raschem Wachsthum der Haare bleibt die ursprüngliche Cuticula erhalten, wächst mit dem sich theilenden Haare weiter und wird erst später durch Schleimabsonderung seitlich von den einzelnen Zellgliedern abgehoben und blasig aufgetrieben (Fig. 18). Diese Haare erreichen häufig eine sehr bedeutende Länge, 1 cm, und bilden in den Blattachseln Massen von gallertartigem Aussehen.

Zum Nachweise, dass die Haare cuticularisirt waren, brachte ich dieselben in conc. H_2SO_4. Dabei war zu bemerken, dass junge und alte Haare sich sehr verschieden verhielten. Bei jungen Haaren, bei welchen die Cuticula eben erst von den eingeschlossenen Zellfäden durchbrochen worden war, lösten sich letztere augenblicklich und nur die Reste der Cuticula und die Stielzelle blieben unverletzt. Aeltere Haare dagegen, bei welchen die durchgebrochenen Zellen sich schon mit neuer Cuticula umgeben hatten, konnten bei tagelangem Liegen in H_2SO_4 nicht zerstört werden. Wie schon bemerkt, finden sich diese Haare in den Blattachseln und da sie sehr frühzeitig angelegt werden und sehr rasch wachsen, so sind sie wohl geeignet im Vereine mit den früher beschriebenen glashaarähnlichen Blattspitzen zum Schutze des Vegetationspunktes gegen Vertrocknung zu dienen.

Grundgewebe.

Das Grundgewebe der Stylidiaceen zeigt uns sowohl bezüglich seiner Form, wie seines Inhaltes mannigfache bemerkenwerthe Verhältnisse.

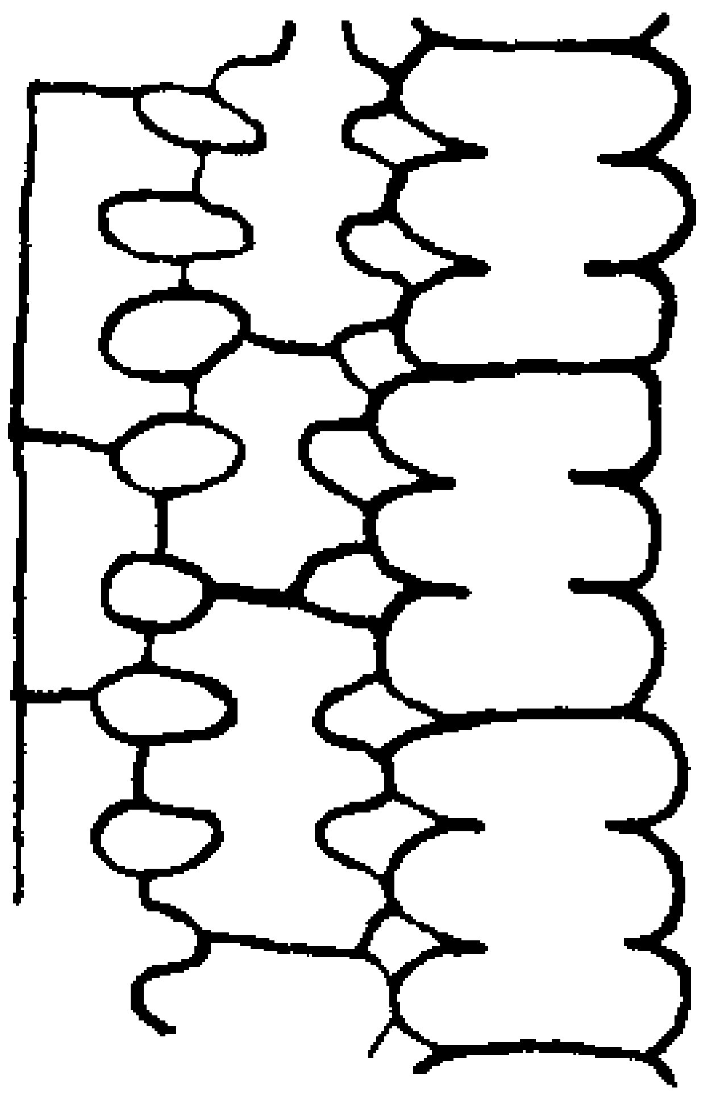


Fig. 19. Liegende Armpalissaden aus dem Blatt von S. eriopodum.

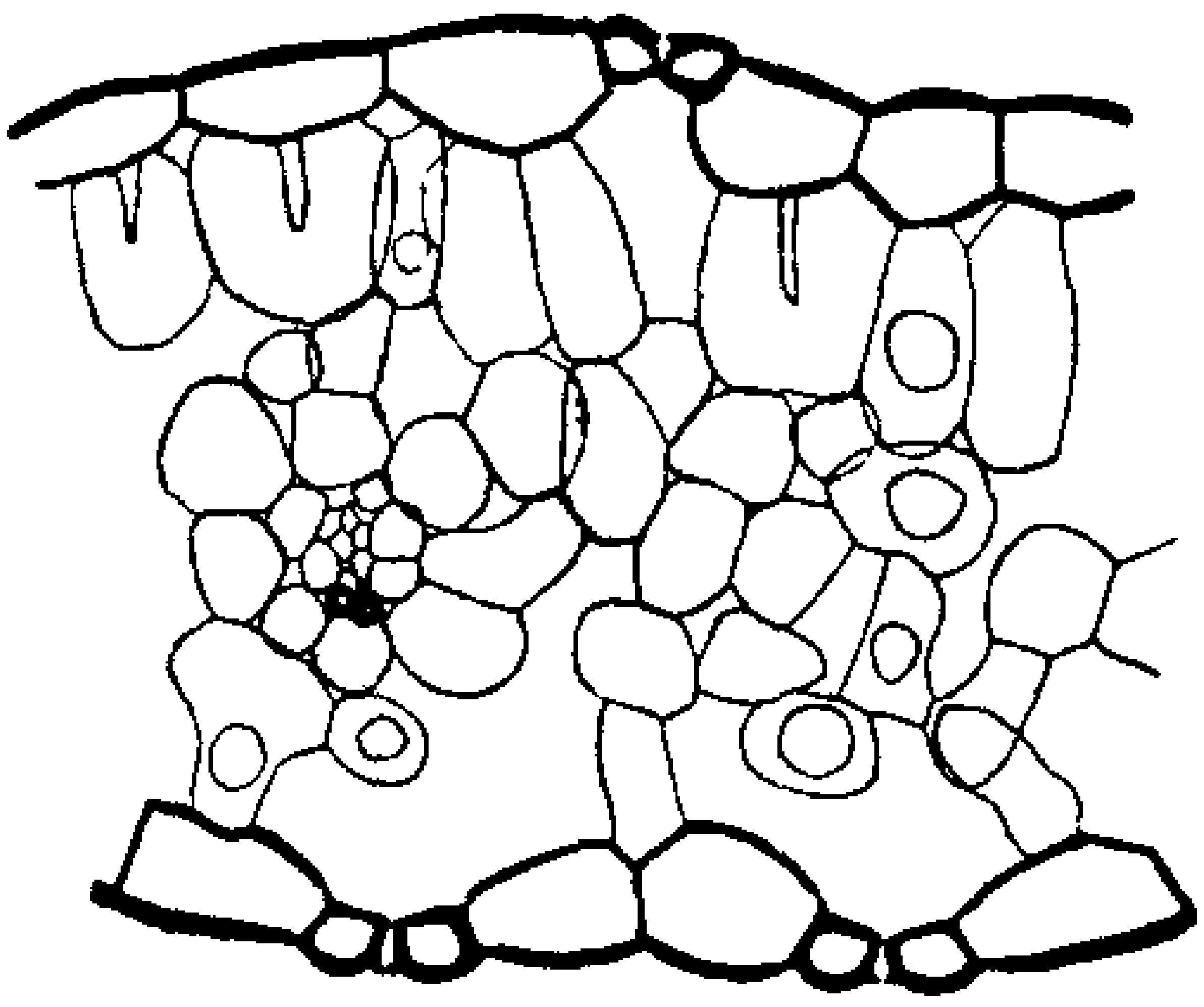


Fig. 20. Querschnitt durch das Blatt von S. calcaratum.

Was das Assimilationsgewebe betrifft, so machen wir zunächst die Bemerkung, dass eine scharfe Grenze zwischen Palissaden- und Schwammparenchym bei den meisten Stylidiumarten sich nicht ziehen lässt, indem ersteres wie letzteres aus verzweigten Zellen besteht, die sich nur durch die Länge der einzelnen Arme und die Grösse der Intercellularräume unterscheiden lassen. Diese Unterschiede sind häufig sehr gering. Die Längsachse der Palissaden steht nicht wie gewöhnlich senkrecht, sondern parallel zur Blattfläche; es sind liegende Armpalissaden (Fig. 19).

Nur bei dorsiventralen Blättern, z. B. S. diversifolium R. Br., S. scandens R. Br., S. calcaratum R. Br. u. s. w. ist eine verhältnissmässig scharfe Grenze zwischen Palissaden- und Schwammparenchym zu bemerken (Fig. 20). Bei isolateralen Blättern, z. B. S. streptocarpum, S. diuroides, finden wir die Palissaden in einer oder mehreren Lagen um das ganze Blatt vertheilt.

An dieser Stelle möge noch erwähnt sein, dass bei S. pilosum die Wände der Assimilationszellen verdickt und mit einfachen Tüpfeln versehen waren, wie sich das bei Cycadeen findet.

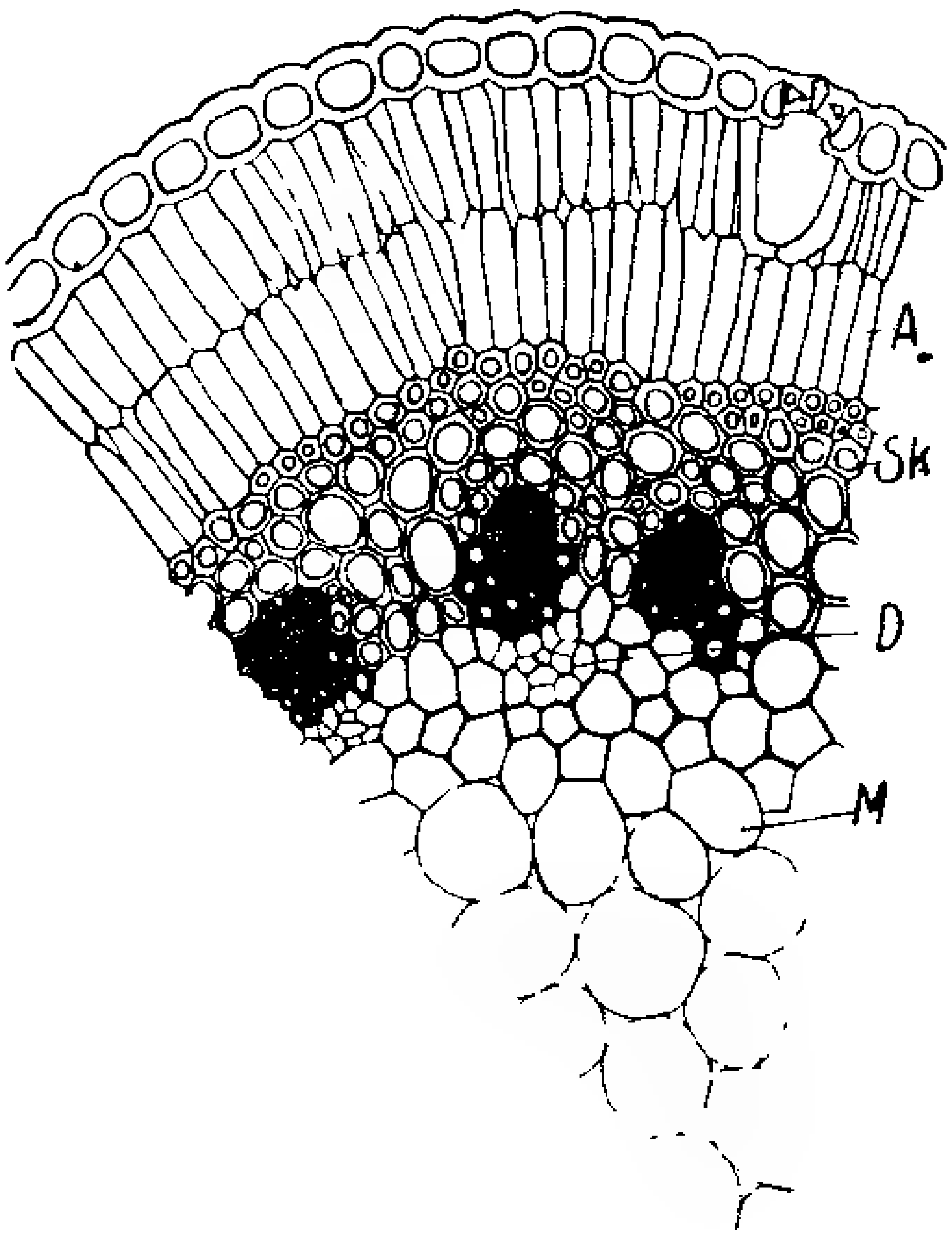


Fig 21. Querschnitt durch den Stamm von S. scariosum. *A* Assimilationsgewebe, *Sk* Sklerenchym, *M* Mark, *D* Dünnwandiges Mark. Die Siebtheile sind schraffirt.

Bei allen Stylidiumarten finden wir im Blütenstengel gleichfalls Assimilationsgewebe vor und zwar desto besser entwickelt, je geringer die Anzahl und Grösse der Blätter ist. Hier besteht das Assimilationsgewebe aus langen, rechteckigen Zellen, die parallel mit der Längsachse des Stengels laufen. Ihr Querschnitt ist fast rund und sie lassen grosse Intercellularräume zwischen sich. Die mächtigste Ausbildung des Assimilationsgewebes finden wir bei den Stylidiaceen, bei welchen die Blätter sehr reducirt sind und fast kein Chlorophyll enthalten, z. B. S. junceum R. Br. und S. scariosum DC., bei welchen der Stengel die Assimilationsarbeit der Blätter übernommen hat (Fig. 21). Hier finden wir zwei Reihen von Palissaden, deren innere bei S. junceum R. Br., mehr gestreckt ist. Erwähnenswerth ist noch, dass die Palissaden nicht senkrecht, sondern schief nach oben zur Epidermis stehen (Fig. 22), was wohl durch die verschieden lange Wachsthumsfähigkeit der unter den Palissaden verlaufenden Sklerenchymstränge und der Epidermiszellen seine Erklärung findet. Erstere stellen ihr Wachsthum früher ein wie die Epidermiszellen, welche die Palissaden gewissermassen mit sich ziehen.

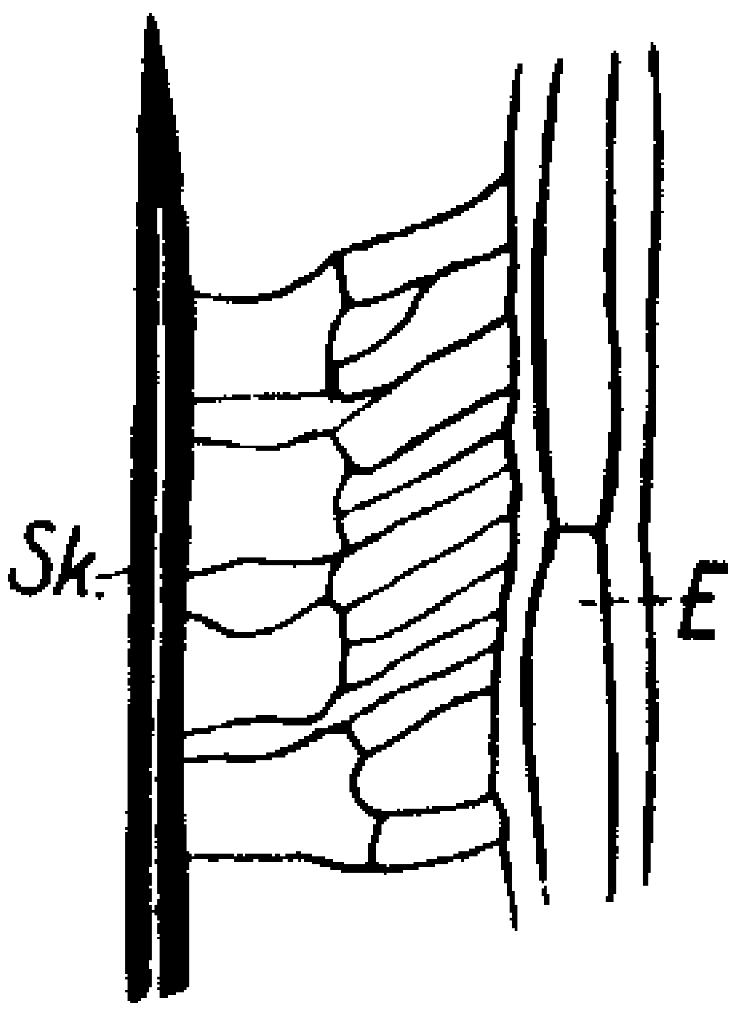


Fig. 22. Längsschnitt durch das Assimilationsgewebe des Stengels von S. junceum.

Das mechanische Gewebe wird naturgemäss an den Theilen am besten ausgebildet sein, wo durch äussere Einflüsse ein grösserer Anspruch an Festigkeit erhoben wird. So finden wir in den langen, schwankenden Blütenstengeln von Stylidium einen Festigungsmantel von fünf bis zwanzig Schichten stark verholzter Sklerenchymfasern, welche als

Cylinder die Gefässstränge umgeben. Das gleiche Verhältniss finden wir in den Wurzeln und in den Vegetationsstengeln.

Im Blatte ist die Vertheilung des Festigungsgewebes eine mannigfaltigere. Bei allen Blättern, welche einen langen Stiel besitzen, sind die Leitbündelstränge in ihrer Gesammtheit von einem Sklerenchymmantel umgeben. So finden wir auch bei S. lineatum Sond. mechanisches Gewebe nur um die Rippen, welche am Blattrand laufen, entwickelt. Bei S. scandens R. Br. findet man mechanisches Gewebe nur in den Mittelrippen. Doch bildet es hier nicht einen Cylinder, sondern es ist das Princip eines T-träger verwirklicht. Die Füllung besteht aus einer einzigen Reihe von Sklerenchym, während die Gurtungen durch einen Complex von Sklerenchym gebildet werden.

Eine Rolle als Festigungsgewebe müssen wir auch der Epidermis mancher Arten zusprechen. Wir sahen, dass die Zellen vieler Arten sehr in die Länge gestreckt und mehrfach über einander gelagert sind, wodurch sie gleichfalls einen Festigungsmantel darstellen, und wir finden daher bei so gefestigten Pflanzen wenig mechanisches Gewebe im Innern vor.

Bei S. pilosum Labill. endlich finden wir die unverdickte Epidermis gestützt durch Spicularzellen. Auch das bei S. pilosum beobachtete getüpfelte Assimilationsparenchym hat wohl mit die Aufgabe, als Festigungsgewebe zu dienen.

Die Zellwände dieses mechanischen Gewebes sind sehr stark verdickt und mit Tüpfeln versehen. Letztere sind bald einfach, was gewöhnlich der Fall ist, bald Hoftüpfel. Allein dieselben sind nicht mit der charakteristisch verdickten Schliesshaut versehen. Sie sind am deutlichsten bei S. adnatum R. Br., wie Vesque schon abgebildet hat. Allein sie kommen bei anderen Arten ebenfalls mehr oder weniger deutlich vor. Sie finden sich meistens bei solchen Pflanzen, bei welchen die Assimilationsarbeit ganz dem Stengel zufällt, was sich dadurch erklärt, dass alle Assimilationsprodukte durch diese Schichten zu den Gefässen durchdringen müssen, um den übrigen Theilen der Pflanzen zugeführt zu werden. Derartige Tüpfel wurden bei den folgenden Arten beobachtet:

S. fasciculatum R. Br., S. adnatum R. Br., S. reduplicatum R. Br., S. scariosum DC., S. junceum R. Br., S. saxifragoides Lindl., S. guttatum R. Br., S. Brunonianum Benth., S. squamellosum DC., S. pilosum Labill., S. calcaratum R. Br.

Was den Zellinhalt betrifft, so ist Inulin schon früher bei drei Arten von Kraus[1]) nachgewiesen worden. Dasselbe findet sich in

---

1) Kraus, Bot. Zeitung 1877 pag. 825.

grosser Menge in der ganzen Pflanze bei allen Arten und ist meist in den Zellen des Grundgewebes, das den Gefässen anliegt, zu beobachten.

Ein zweiter, bei den Stylidiumarten häufig vorkommender Inhaltskörper ist das Tannin. Dasselbe findet sich in dem Assimilationsgewebe des Blattes und des Stengels. Zellen, welche mit Tannin versehen sind, führen sehr wenig Chlorophyll und sind deshalb nicht vollkommen als Assimilationszellen anzusehen. Dementsprechend finden sie sich meistens nicht direct unter der Epidermis, sondern eine Zellschicht tiefer, wie z. B. bei den Blättern von S. pilosum Sond. und bei den Blüthenstengeln von S. junceum R. Br. und S. scariosum DC.

Eine aussergewöhnlich starke Verbreitung des Tannins finden wir bei den dickfleischigen Blättern von S. diversifolium und S. amoenum. Bei ersteren führen fast alle in zwei Reihen angeordneten Palissadenzellen Tannin und bei letzterem finden wir es auch im Schwammgewebe vor. Niederblätter, welche zum Schutze der Knospen dienen, führen fast in jeder Zelle Tannin, während alle Blätter, welche schon im Jugendzustand durch eine stark verdickte Epidermis geschützt sind, nur wenig Tannin enthalten. Bei S. graminifolium Lw. finden wir es z. B. nur in den die Gefässbündeln umgebenden Zellen.

Calciumoxalat ist bisher bei Stylidiaceen nicht beobachtet worden. Bei S. eriopodum, streptocarpum Sond., S. diversifolium R. Br., S. amoenum R. Br., S. scariosum DC., S. junceum R. Br., S. reduplicatum R. Br., jedoch ist es mir gelungen, diesen Körper nachzuweisen. In dem Grundgewebe des Vegetationsstengels erscheinen die Zellen gänzlich mit Inulin erfüllt. Nachdem aber durch heisses Wasser das Inulin gelöst war, waren deutliche Drusen wahrzunehmen, welche durch die bekannte H_2SO_4-Reaction als oxalsaurer Kalk erkannt wurden.

Kernkrystalloide sind von Stock¹) und Raunkiaer²) schon beobachtet worden.

Ausser Inulin, Tannin und Calciumoxalat findet man im Assimilationsgewebe der Blätter fast in jeder Zelle ein bis mehrere dunkelbraune Körperchen, welche das Aussehen von Oeltropfen haben. Besonders deutlich treten sie hervor in von Herbarmaterial gefertigten Schnitten. Wenn wir solche Schnitte mit abs. Alk. behandeln, so verlieren die Körperchen ihre Färbung und es bleibt ein farbloses Stroma zurück. Diese Körperchen finden sich auch und zwar oft in

---

1) Stock, Georg, Ref. im Bot. C. 1893 Bd. LIII, pag. 83.

2) Raunkiaer, Ref. im Bot. C. 1887, Bd. XXI, pag. 236.

grosser Menge in der Athemhöhle und treten in den Vorraum der Spaltöffnungen ein und dienen zum Verstopfen derselben.

Stranggewebe.

Ueber das Stranggewebe der Stylidiaceen haben schon Vesque[1]), van Tieghem[2]) und Morot[3]) und Solereder[4]) Untersuchungen angestellt. Sie sind jedoch, wie mir scheint, nicht zu einem richtigen Resultate gekommen. Vesque hat allein Stengel von S. adnatum untersucht. Er fand dabei auf dem Querschnitt unregelmässig gelagerte Gefässbündel, rings umschlossen von einem stark verholzten Gewebe, und gibt davon auch eine richtige Zeichnung. (Ann. d. Sc. Nat. sér. VI, 7, Tafel 17, Fig. 1, 2 u. 3.) Auch die von ihm gezeichnete Längsschnittabbildung (Fig. 4) gibt die Verhältnisse im Allgemeinen richtig wieder. Wir sehen ein aus stark verdickten Zellen bestehendes Gewebe, dessen Zellen nach der Innenseite des Stengels zu weitlumiger, nach der Peripherie zu bedeutend englumiger, erscheinen. Einige von den Zellen zeigen Tüpfel, nach Vesque „vaisseaux ponctués". Daraus combinirte Vesque, das vorhandene Gewebe sei Holz, welches nach ihm von einem secundären Meristem, welches ausserhalb der Gefässbündel sich befindet, erzeugt wird.

Bezüglich des Vorhandenseins dieses secundären Meristems stimmen van Tieghem und Morot mit Vesque überein. Die Erklärung der letzteren beiden unterscheidet sich dagegen von der Vesques dadurch, dass nach Vesque vom secundären Meristem nur Holz gebildet, nach van Tieghem und Morot vom secundären Meristem Holz und Bast in regelmässiger Aufeinanderfolge nach innen erzeugt werden.

Solereder nimmt die Erklärung van Tieghem's und Morot's an und demgemäss gibt er auch eine Zeichnung, auf welcher deutlich isolirte Gefässe und Siebröhren in dem Sklerenchymring zu sehen sind.

Die von mir an einem sehr reichen Alkoholmaterial (welches mir durch die Güte des Herrn Prof. Goebel zur Verfügung gestellt wurde) vorgenommenen Untersuchungen führten zu einem Resultate, welches mit dem der genannten Forscher nicht ganz übereinstimmt.

---

1) Vesque in Ann. sc. nat. Sér. 6, Taf. VII, 1878, p. 204—208 u. pl. 17.

2) Van Tieghem in Bull. Soc. bot. de France 1883, p. 308, u. 1884, p. 164.

3) Van Tieghem und Morot in Ann. sc. nat. Sér. 6, Taf. XIX, 1884, p. 281—286 u. pl. 13.

4) Solereder in Syst. Anatomie der Dicotyledonen p. 530.

Wenn wir einen Schnitt durch einen jungen Spross von S. adnatum R. Br. und S. fasciculatum in der Nähe des Vegetationspunktes machen, so finden wir, dass schon in der Anlage die Gefässbündel nicht mehr normal gebildet sind. Wir finden dem Centrum des Sprosses zugekehrt eine lockere Gruppe von Gefässen. Nach aussen von denselben folgen Siebröhren, aber wiederum nach aussen von letzteren finden sich einzelne Gefässe, ohne dass zwischen diesen und den letztgenannten Gefässen ein Meristem zu finden wäre.

Darauf folgt nach aussen bis zur Endodermis ein vielschichtiges Gewebe aus zartwandigen Zellen. Es ist dies das Meristem van Tieghem's. Diese Beobachtung stimmt vollkommen mit der Zeichnung, die van Tieghem gibt. Diese Abbildung findet man auch in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfamilien.

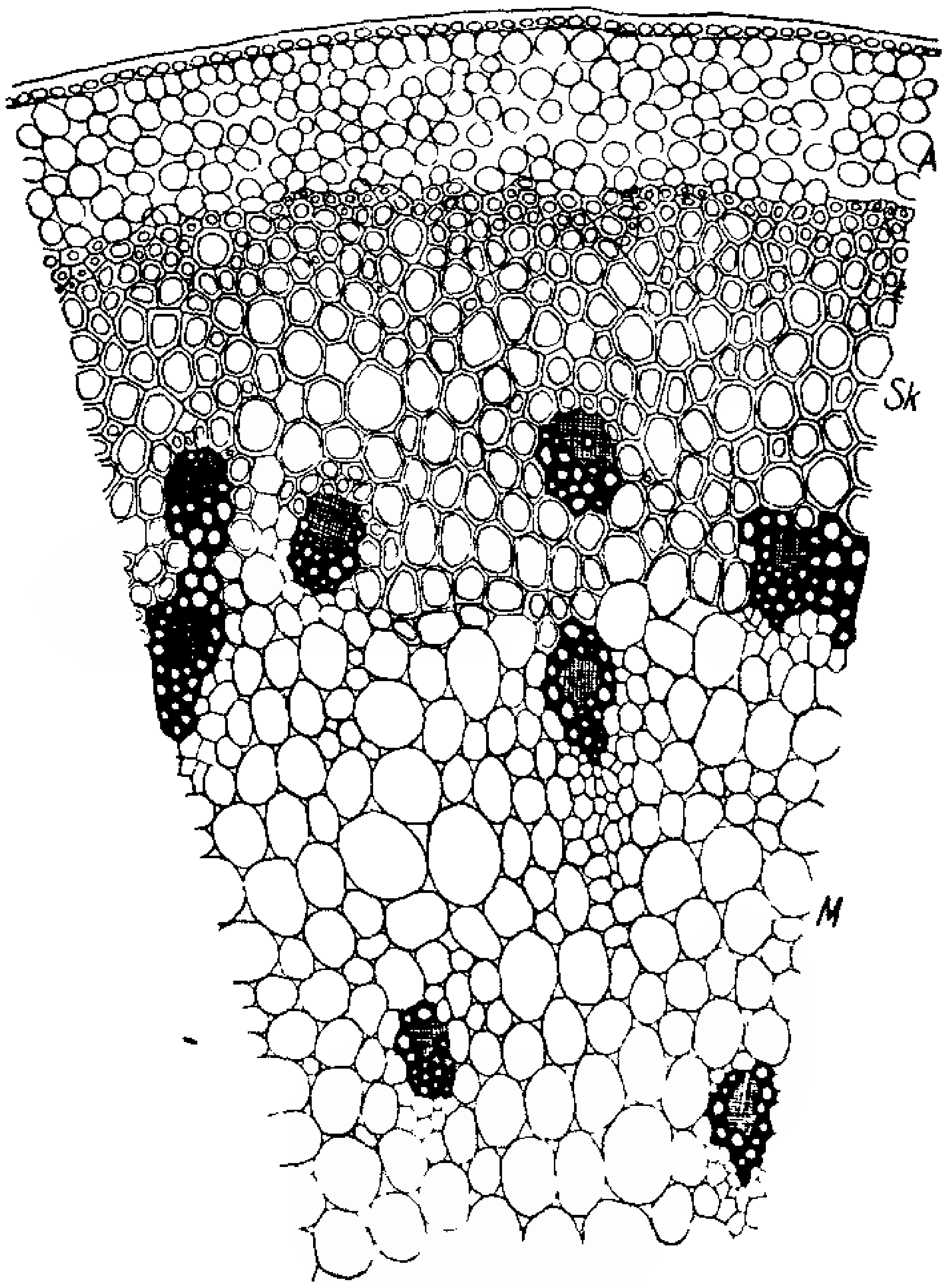


Fig. 23. Querschnitt durch einen Theil des Stammes von S. diversifolium. *A* Assimilationsgewebe, *Sk* Sklerenchym, *M* Mark. Die Siebtheile sind schraffirt.

Da sich aber die nach aussen vom Siebröhrentheil gelegenen Gefässe schon in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes vorfinden, und da nachgewiesen werden konnte, dass dieselben zu gleicher Zeit mit den nach innen vom Siebröhrentheil liegenden Gefässen angelegt werden, so ist es klar, dass dieselben nicht erst später aus dem oben erwähnten Meristem sich gebildet haben. Das Meristem erzeugt niemals Gefässe und Siebröhren, sondern nur verholztes Sklerenchym, dessen einzelne Zellen auf dem Querschnitt einen sehr verschieden grossen Durchmesser zeigen, was wohl zu der Annahme van Tieghem's geführt hat, dass Gefässe und Holzfasern gebildet würden.

Ist schon in der Nähe des Vegetationspunktes die Lagerung von Gefäss und Siebtheil nicht mehr normal, so finden wir auf dem Querschnitt eines älteren Stengels dies Verhältniss noch schärfer ausgeprägt.

Ein Querschnitt des Blüthenstengels von S. diversifolium R. Br. zeigt, dass die Gefässbündel in zwei Kreisen angeordnet sind (Fig. 23). Oft kommt bei dieser Anordnung einer unmittelbar hinter dem anderen. Wenn der Querschnitt in der Nähe des vegetativen Stammes gemacht wird, sieht man, dass die Kreise unvollkommen sind, und dass die Anordnung mehr und mehr Aehnlichkeit mit derjenigen bei den Monocotyledonen gewinnt. Bei einigen Arten, z. B. St. calcaratum R. Br., finden sich im Marke isolirte Gefässe vor (Fig. 24). Die gewöhnlich ganz ausserhalb des Siebröhrentheils liegenden äusseren Gefässe kommen manchmal zwischen den Siebröhrentheil selbst hinein, (Fig. 25), oder aber sie rücken an die Grenze desselben (Fig. 26).

In diesem letzteren Falle sind die Gefässe etwas zahlreicher und umgrenzen den Siebröhrentheil so, dass ein regelmässiges concentrisches Gefässbündel mit innen liegendem Siebtheil zu Stande kommt (Fig. 27). Alle diese verschiedenen Formen des Gefässbündels können auf ein und demselben Querschnitt gefunden werden. Es gibt auch Arten, deren Gefässbündel fast normal collateral gebaut sind, z. B. S. scandens R. Br.

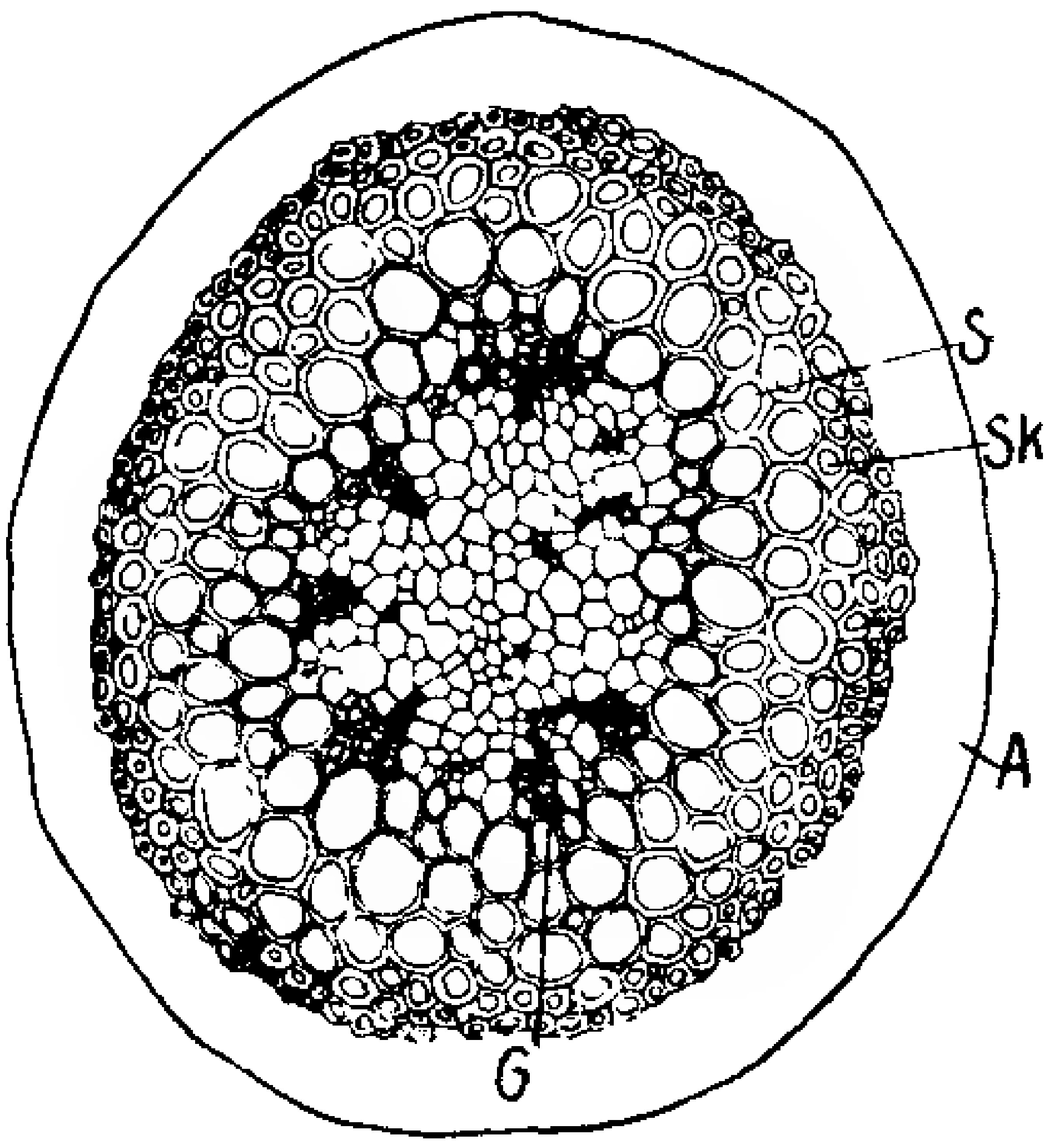


Fig. 24. Querschnitt durch den Stamm von S. calcaratum. Das Assimilationsgewebe *A* ist nicht gezeichnet. *S* Siebröhren, *Sk* Sklerenchym, *G* Gefässe.

Demnach ist das Verhältniss von Holz- und Siebtheil völlig ohne Regel. Ein Längsschnitt durch einen Stengel zeigt uns dieselben Verhältnisse und lehrt vor allem deutlich, dass in dem vom Meristem ausgeschiedenen Gewebe weder Gefässe noch Siebröhren, sondern nur verholzte Fasern zu finden sind.

Der alte vegetative Stamm von S. adnatum R. Br. und von S. fasciculatum weicht im Bau von demjenigen des Blüthenstengels scheinbar ab. Hier finden wir auf einem Querschnitt wirkliche Gefässe und Siebröhren im Sklerenchym liegend vor. Dies rührt aber daher, dass hier die spiralig angeordneten Laubblätter stehen, zu welchen die Gefässe und Siebtheile sich durch das Sklerenchym durcharbeiten müssen. Dies Verhältniss tritt natürlich besonders deutlich hervor auf einem Querschnitt durch den Theil des Stengels, wo die Internodien gestaucht sind und die Anzahl der auf einem Querschnitt getroffenen Blattspurstränge deshalb eine besonders grosse ist. Ganz dieselbe Anordnung findet sich natürlich auch bei beblätterten Blüthenstengeln.

Den unregelmässigsten Gefässbündelverlauf zeigen die vegetativen Stämme, deren Internodien nicht entwickelt sind, wie z. B. S. diversifolium.

Regellos im Grundgewebe eingebettet verlaufen die Gefässstränge. In jedem einzelnen Strang liegen, von Sklerenchym geschützt, in regelloser Anordnung Gefässe und Siebröhren. Beim Uebergang in den Blüthenstengel ordnen sich Gefässe und Siebröhren zu mehreren, beinahe concentrischen Gefässbündeln, welche, da sie in sich selbst geschützt sind, des Sklerenchyms entbehren. Sie ordnen sich zu einem Kreise. Beim Uebergang in die Wurzeln bleibt die Lagerung der Stränge zunächst unregelmässig, je mehr aber gegen das untere Ende der Wurzel die Zahl der Gefässe und Siebröhrenelemente abnimmt, desto regelmässiger wird die Lagerung, bis sie im untersten Theil der Wurzel und in den Nebenwurzeln fast normal ist. Wie im Stengel, so finden wir auch hier ein Meristem, welches von Gefässbündeln ganz unabhängig ist und welches sklerenchymatische Fasern erzeugt.

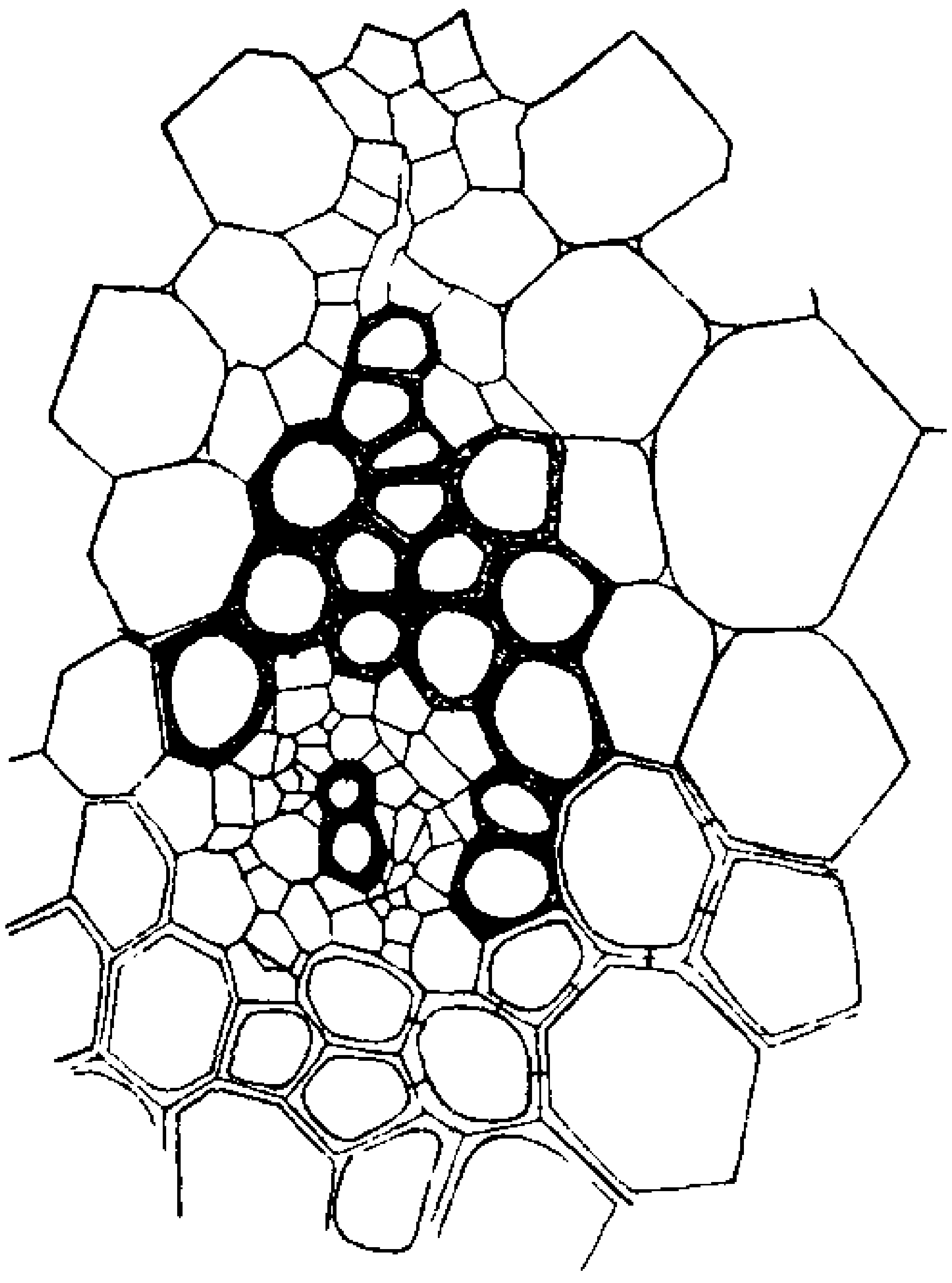


Fig. 25. Querschnitt durch ein Gefässbündel von S. Brunonianum.

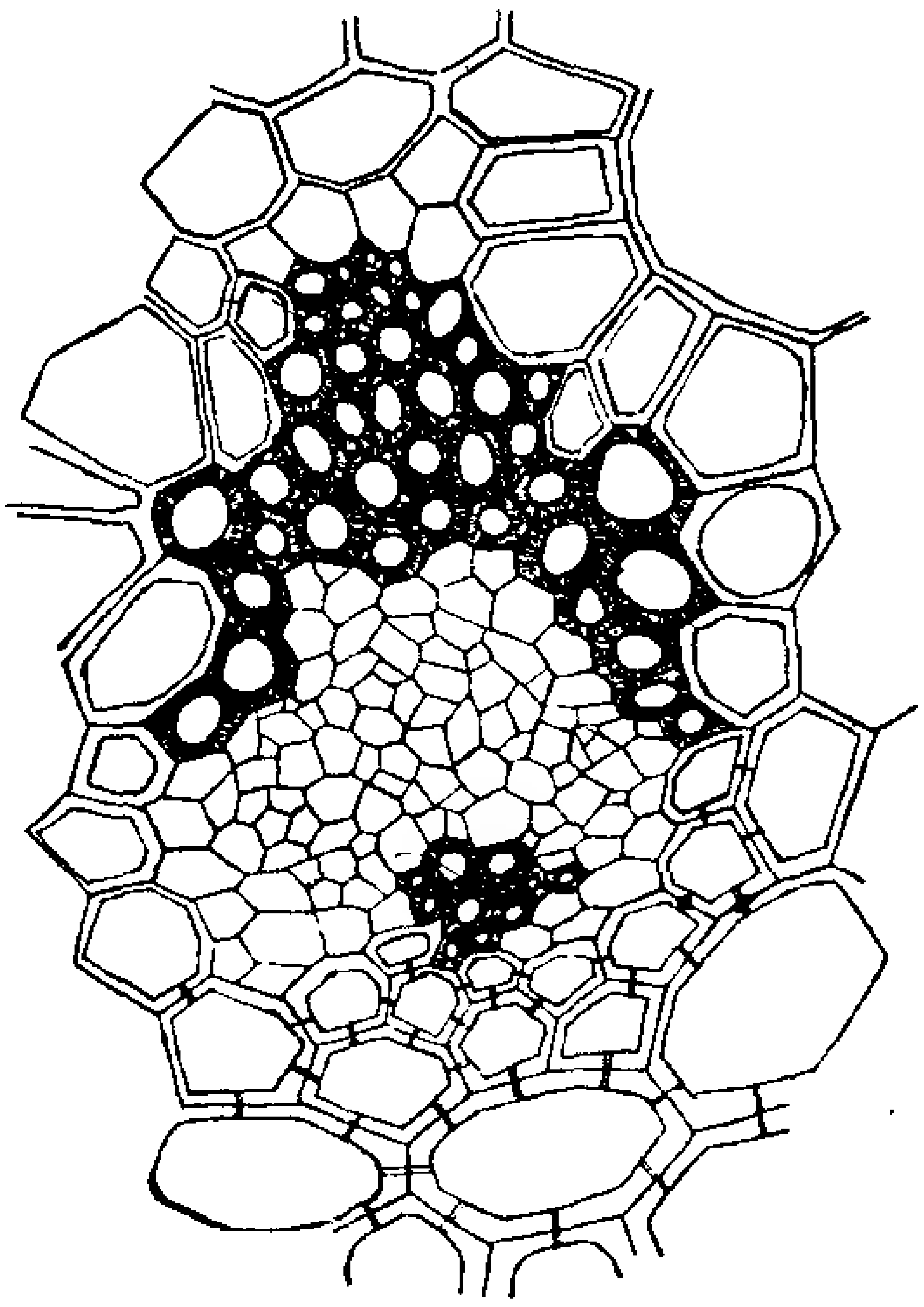


Fig. 26. Querschnitt durch ein Gefässbündel von S. junceum.

Macht man an einer und derselben Wurzel Schnitte in der Nähe des Stammes und entfernt davon an der Wurzelspitze, so zeigen die geführten Schnitte ein sehr verschiedenes Bild. In der Nähe der Spitze finden wir nur eine geringe Anzahl von Gefässen und Siebtheilen, welche fast regelmässig alternirend gelagert sind. In der

Nähe des Stammes findet man dagegen eine grosse Zahl von Gefässen und Siebröhren in regelloser Lagerung. Aus der Vermehrung der Gefässe und Siebröhren kann man schliessen, dass ein secundäres Dickenwachsthum eingetreten sei. Vergleichen wir aber Schnitte in gleicher Entfernung vom Stamm durch Wurzeln verschiedenen Alters, so finden wir, dass die Anzahl der Gefässe und Siebröhren annähernd gleich gross ist und es ergibt sich, dass die Zahl der Gefässe und Siebröhren mit der Entfernung vom Stengel abnimmt. Es bedarf also nicht der Annahme eines secundären Dickenwachsthums, da in der Anlage aller Wurzeln verschiedensten Alters die Anzahl von Gefässen und Siebröhren fast gleich ist.

Gehen wir zum Schlusse zur Betrachtung des Verlaufes des Stranggewebes im Blatte über, so finden wir auch hier, dass in der Nähe des Stammes Gefässe und Siebröhren regellos durcheinander liegen (Fig. 28*A*). An dem Beispiele von S. pilosum wollen wir auch den weiteren Verlauf der Gefässe und Siebröhren im Blatte verfolgen. Das Blatt von S. pilosum ist ca. 25 cm lang und 1,2 cm breit und besitzt einen dünnen, runden Stiel. Dasselbe steht beinahe vertical. Auf einer höheren Stelle des Stieles ordnen sich Gefässe und Siebröhren, wohl um dem Blatte grössere Festigkeit zu verleihen, in concentrische Bündel mit innen liegendem Siebtheil an (Fig. 28*B*).

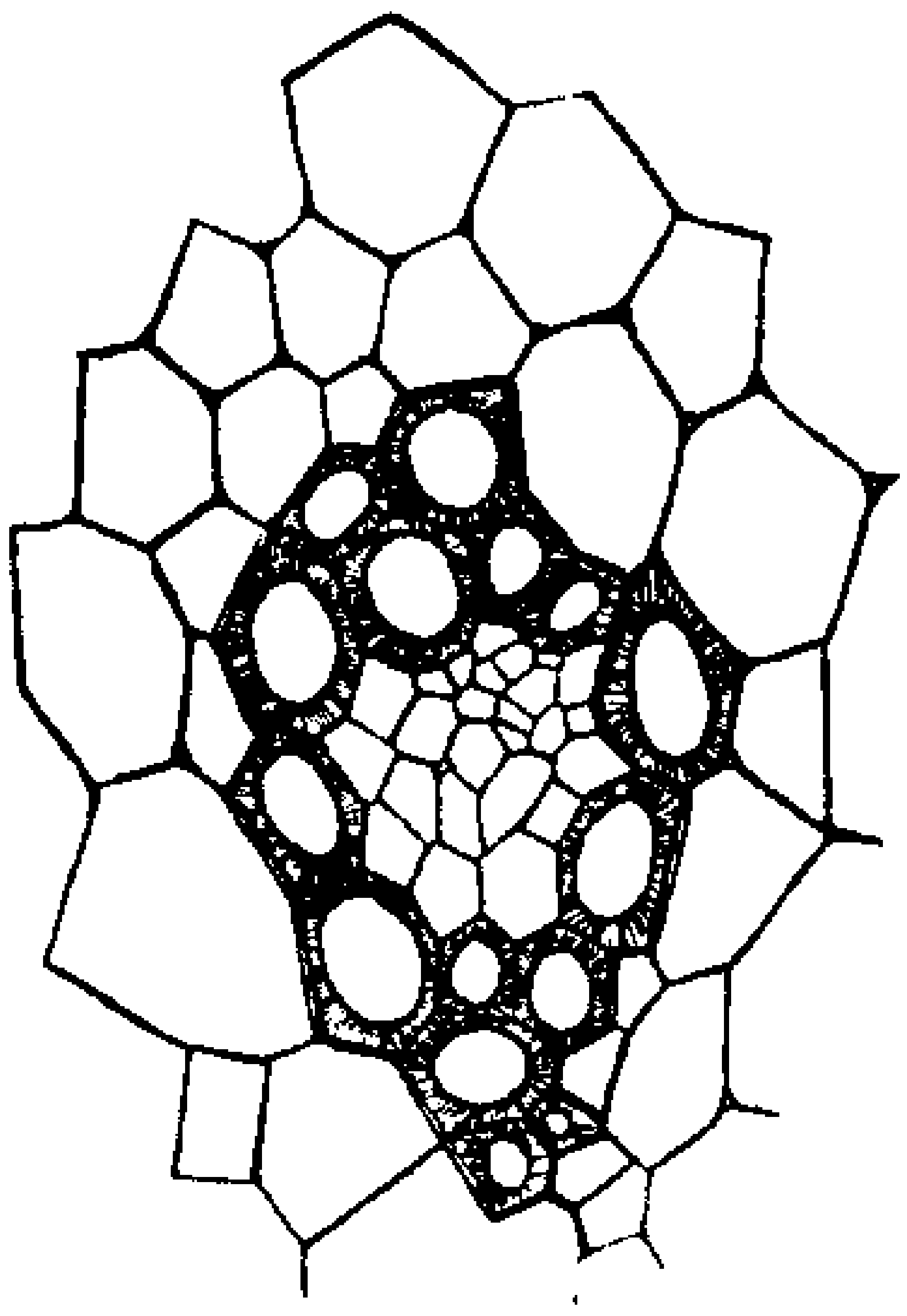


Fig. 27. Querschnitt durch ein Gefässbündel von S. diversifolium.

In der Blattspreite werden die Bündel collateral. Ihre Zahl vermindert sich, zugleich verschmelzen die Gefässtheile und die Siebtheile ordnen sich um denselben an. In Fig. 28 *C* (Querschnitt durch die Blattspreite) sind nur noch fünf Siebtheile zu sehen. Während eine grosse Anzahl von kreisförmig angeordneten Gefässbündeln des Sklerenchyms entbehren konnte, tritt dasselbe mit der Vereinigung der Gefässbündel wieder auf. Bei anderen Arten ist der Verlauf von Gefässen und Siebröhren im Hauptnerv regellos und es kommt nicht zur Bildung von eigentlichen Bündeln (Fig. 2).

Der Bau der Seitennerven ist für gewöhnlich normal, allein es gibt auch sehr viele Ausnahmen und diese zeigen, dass ein constantes Lagerungsverhältniss zwischen Siebtheil und Gefässen im Blatte nicht besteht. Die Siebtheile können nach oben, nach links und rechts ebenso gut als nach unten liegen, wie dies bei dem gewöhnlichen Typus der Fall ist. Bei einem und demselben Querschnitt der Blätter von S. graminifolium konnten Bündel mit der verschiedensten gegenseitigen Lagerung von Gefäss- und Siebtheil gefunden werden. Bei S. scandens und S. eriopodum DC. ist die anormale Lagerung (Siebtheil nach oben) mehr constant (Fig. 2 und Fig. 34).

Zum Schluss mögen noch einmal die Beobachtungen bezüglich des Gefässbündelverlaufes kurz zusammen gefasst werden. Im Stamme verlaufen Stränge, deren jeder unregelmässig aus Siebröhren, Gefässen und Sklerenchym besteht, welch letzteres die beiden ersten Theile rings umschliesst. Beim Eintritt in den Blüthenstengel oder das Blatt ordnen sich Gefässe und Siebtheile zu concentrischen Bündeln an unter Verlust des Sklerenchyms. Bei der Wurzel findet man nur an den äussersten Enden ausgewachsener Hauptwurzeln und bei Nebenwurzeln eine einigermassen normale Lagerung von Gefäss- und Siebtheilen. Das Stranggewebe verhält sich also in der ganzen Pflanze gleichmässig unregelmässig und es ist kein secundäres Dickenwachsthum vorhanden.

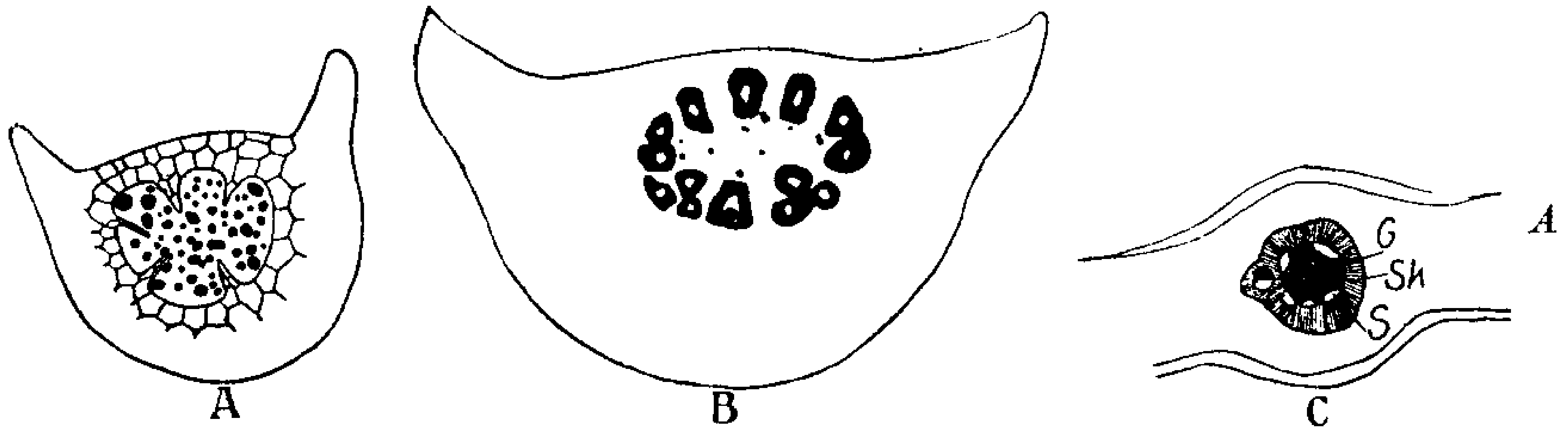


Fig. 28. Querschnitte durch das Blatt von S. pilosum. *A* an der Basis, *B* am Stiel, *C* an der Lamina. Das Assimilationsgewebe *A* und die Siebtheile *S* sind nicht gezeichnet. Die Gefässe *G* sind schwarz, das Sklerenchym *Sk* ist schraffirt.

Der Blüthenstengel ist in einen äusseren assimilirenden Theil und einen inneren Cylinder geschieden, welcher mechanisches Gewebe und Gefässbündel enthält. Das sklerenchymatische Gewebe ist häufig fünf bis zwanzig Zellreihen dick und liegt zwischen dem Assimilationsgewebe und dem Stranggewebe. Das Mark besteht aus grosslumigen, dünnwandigen Zellen, welche reichlich Inulin enthalten. An der Peripherie des Markes, jedesmal in der Nähe der Gefässe, finden wir kleine, sehr zartwandige Zellen vor, welche man versucht werden könnte als Siebröhren zu deuten. Es gelingt jedoch nicht, Siebplatten nachzuweisen. (Die Fig. 21—23 illustriren diese Verhältnisse deutlich.) Die Zellwände des Markes sind einfach getüpfelt.

Blatt.

Die Blätter der Stylidiumarten besitzen sowohl der Form wie ihrem inneren Aufbau nach eine sehr mannigfaltige Ausbildung und bieten vom Standpunkt der Biologie betrachtet lehrreiche Beispiele für Anpassungserscheinungen. Es ist scharf der mehr oder minder xerophile Charakter der Stylidiumarten ausgesprochen. Nur wenige besitzen gut entwickelte Blattspreite, meist sind sie grasartig, nadelförmig, ja oft sogar völlig zu Schuppen reducirt. Eine Anpassungserscheinung dürfen wir wohl auch in der grundständigen Blattrosette finden, welche gewöhnlich zu beobachten ist, während der Blüthenschaft nur kleine Blätter und Schuppen trägt.

Bei allen ausdauernden Stylidienarten finden wir eine Arbeitstheilung der Blätter durchgeführt. Es sind Laub- und Niederblätter vorhanden. Erstere haben die Assimilationsarbeit, letztere fast immer nur den Schutz der Stammknospe zu besorgen. Nur in einem einzigen Falle, bei S. streptocarpum Sond. waren mit Chlorophyll versehene Niederblätter zu beobachten. Zum Schutze der Stammknospen besitzen die Niederblätter entweder stark sklerosirte Zellen, oder sie führen Tannin oder auch beides zu gleicher Zeit. Je stärker Sklerenchym ausgebildet ist, desto weniger Tannin ist gewöhnlich vorhanden und umgekehrt. Die grossen Niederblätter von S. pilosum Labill. entbehren des Sklerenchyms gänzlich (Fig. 29), ihre Zellen aber führen reichlich Tannin. Das Sklerenchym finden wir in verschiedener Anordnung bei den Niederblättern wie Fig. 30 zeigt. Bei S. rhynchocarpum wird die Festigung durch die stark wuchernde Epidermis erzielt (Fig. 30 *A*) und bei S. bicolor durch Verholzung der Zellwände.

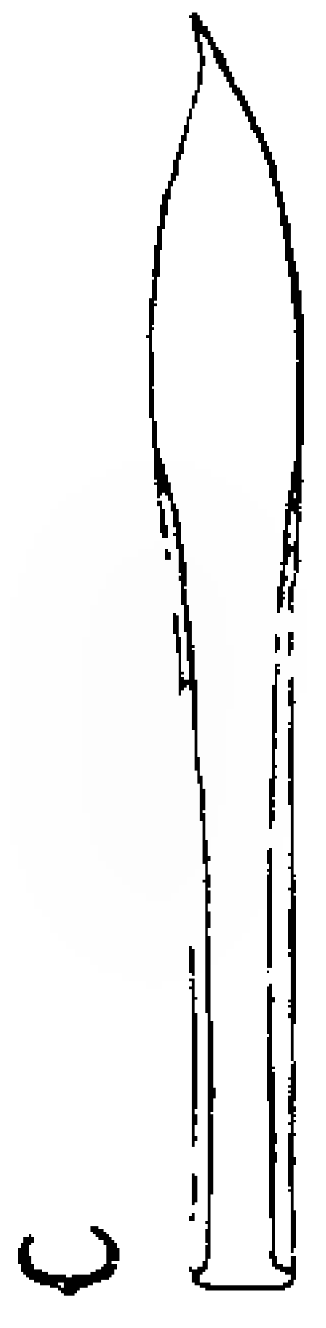


Fig. 29. Niederblatt von S. pilosum.

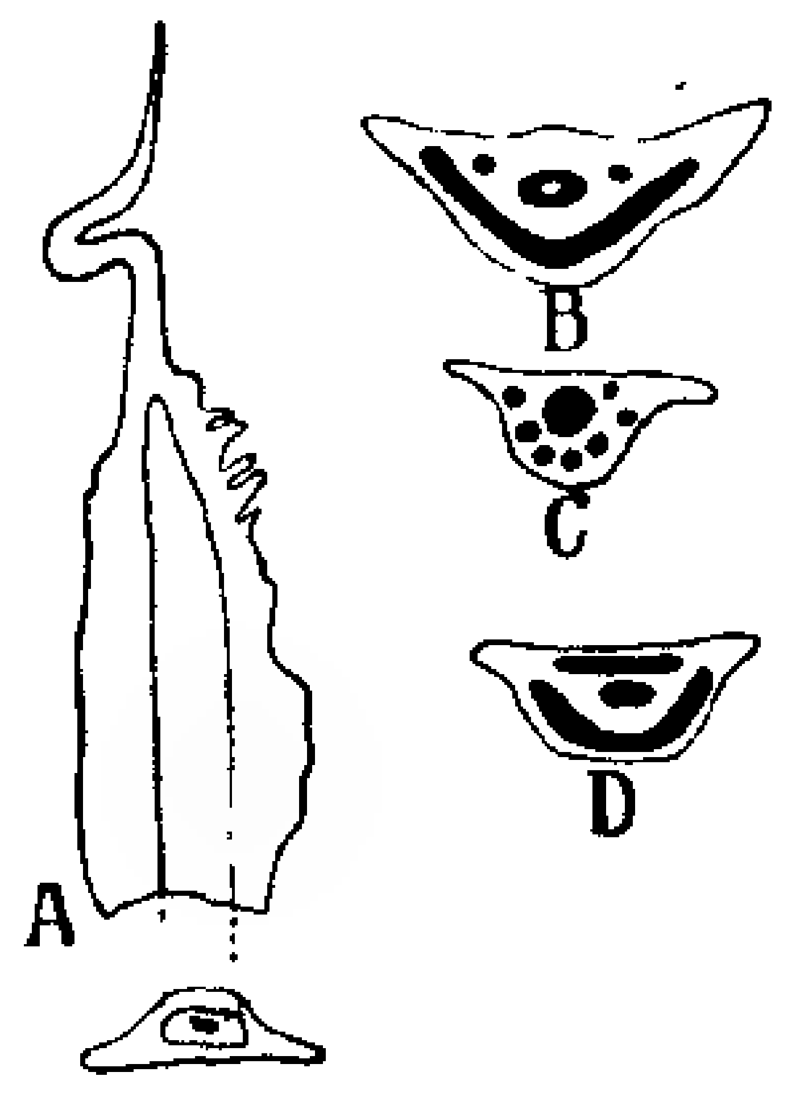


Fig. 30. *A* Niederblatt von S. rhynchocarpum, darunter sein Querschnitt. *B* Querschnitt eines Niederblattes von S. thesioides. *C* von S. squamellosum. *D* von S. pubigerum. Das Sklerenchym ist schwarz.

Die Niederblätter sind von Bentham bei den meisten Arten übersehen. Nur bei S. squamellosum, wo sie eine Länge von 4 bis 6 cm erreichen, schenkt er ihnen Beachtung. Durch dieses Uebersehen erhielten manche Stylidiumarten eine völlig falsche Gruppirung. So stellte er S. carnosum Benth. mit S. pilosum Labill. zusammen, dem es in keiner Weise gleicht.

Der Form und Struktur nach kann man die Laubblätter in zwei Abtheilungen unterbringen, bei welchen wir ein allmähliches Zunehmen des xerophilen Charakters beobachten können:

a) Blattspreite und Stiel vorhanden,
b) nadelähnliche Blätter.

Bei den mit Spreite und Stiel versehenen Blätter lassen sich wieder zwei Gruppen unterscheiden:

1. mit normal einfacher Epidermis,
2. mit scheinbar mehrschichtiger Epidermis.

Die erstere Unterabtheilung umfasst alle Blätter, deren Form und Struktur vom dorsiventralen Typus sehr wenig abweicht.

Dieselben sind spatelförmig mit glattem Rande und besitzen deutliche Blattspreite und Stiel. Die Epidermis ist einfach und die Spaltöffnungen liegen unregelmässig auf einer oder beiden Seiten. Das Mesophyll ist deutlich in Palissaden und Schwammparenchym geschieden. Hieher gehören: S. calcaratum R. Br., S. petiolare Sond., S. articulatum R. Br., S. spatulatum R. Br., S. rhynchocarpum Sond., S. Lehmannianum Sond., S. lineatum Sond., S. striatum Lindl., S. amoenum R. Br., S. diversifolium R. Br. und S. carnosum Benth.

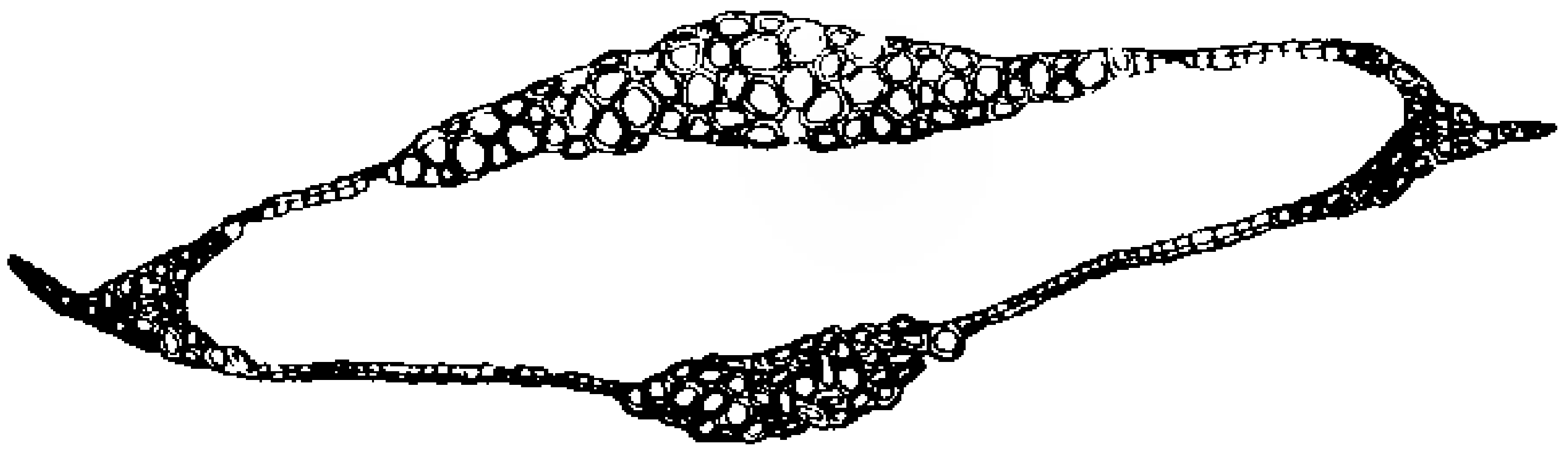


Fig. 31. Querschnitt durch das Blatt von S. saxifragoides. Das Mesophyll ist nicht gezeichnet.

Während die Blätter von den meisten dieser Arten der xerophilen Charaktere gänzlich entbehren, wie z. B. S. calcaratum R. Br., welche allerdings an einem sehr feuchten Stanort wächst, ist bei anderen Arten der xerophile Charakter deutlich ausgesprochen.

Derselbe zeigt sich schon bei S. lineatum Sond., wo man zwei Schichten von Palissaden findet, und noch deutlicher bei S. diversifolium R. Br. in der fleischigen lederartigen Beschaffenheit der Blätter. S. carnosum Benth. leitet uns zur zweiten Gruppe über. Die fleischigen Blätter dieser Pflanze zeigen uns am Rande stärkeres Wachsthum der Epidermalzellen, wodurch eine Wellung des Randes zu Stande kommt.

Die Blätter dieser zweiten Untergruppe zeigen noch eine Blattspreite und Stiel. Alle Arten aber besitzen die merkwürdige Abweichung in der Struktur der Epidermis, welche wir bei Besprechung des Hautgewebes näher geschildert haben. Dort haben wir gesehen, wie dadurch eine mehrschichtige Epidermis und eine Verdickung und Verstärkung derselben erzeugt wird und ferner, dass die Spaltöffnungen nur auf bestimmten Stellen des Blattes zu finden sind.

Als erstes Beispiel dieser Abtheilung führen wir S. saxifragoides an. Die Blätter dieser Pflanze sind spatelförmig, mit Blattspreite und Stiel und liegen horizontal. Ihr Hauptnerv ist in eine haarförmige Spitze ausgezogen (Fig. 7). Die Spaltöffnungen befinden sich in vier länglichen Gruppen vertheilt, je zwei auf beiden Seiten. Diese Gruppen sind auf der Oberseite bedeutend schmäler und die Anzahl von Spaltöffnungen dementsprechend hier geringer. Die Zellen der Epidermis sind zwar verdickt, besitzen aber ein ziemlich grosses Lumen, wie Fig. 31 zeigt.

Die anderen Arten dieser Gruppe besitzen bedeutend schmälere Blätter und es zeigt sich der xerophile Charakter auch insofern deutlicher, als die Blätter vertical gerichtet sind und eine Einrollung zeigen.

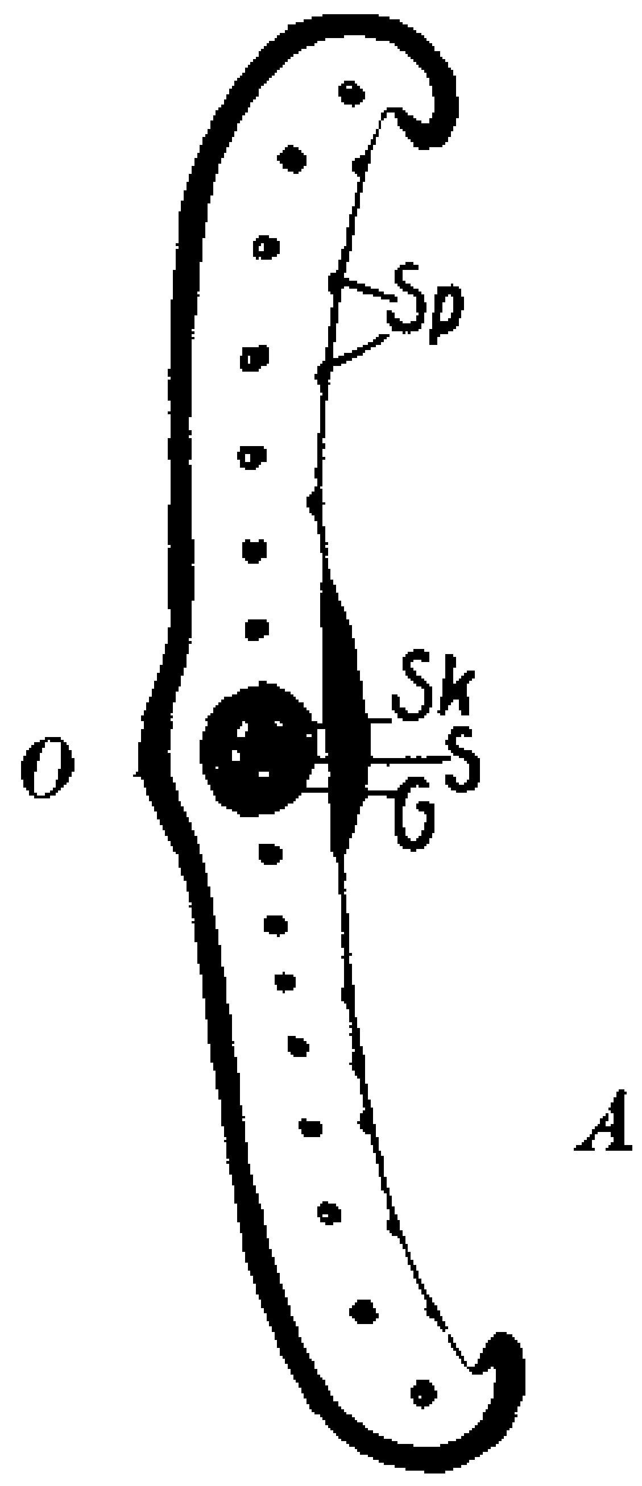


Fig. 32. Querschnitt durch das Blatt von S. pilosum. Das Assimilationsgewebe und die Siebtheile *S* sind nicht gezeichnet. *O* Oberseite, *Sp* Spicularzellen, *Sk* Sklerenchym, *G* Gefässe.

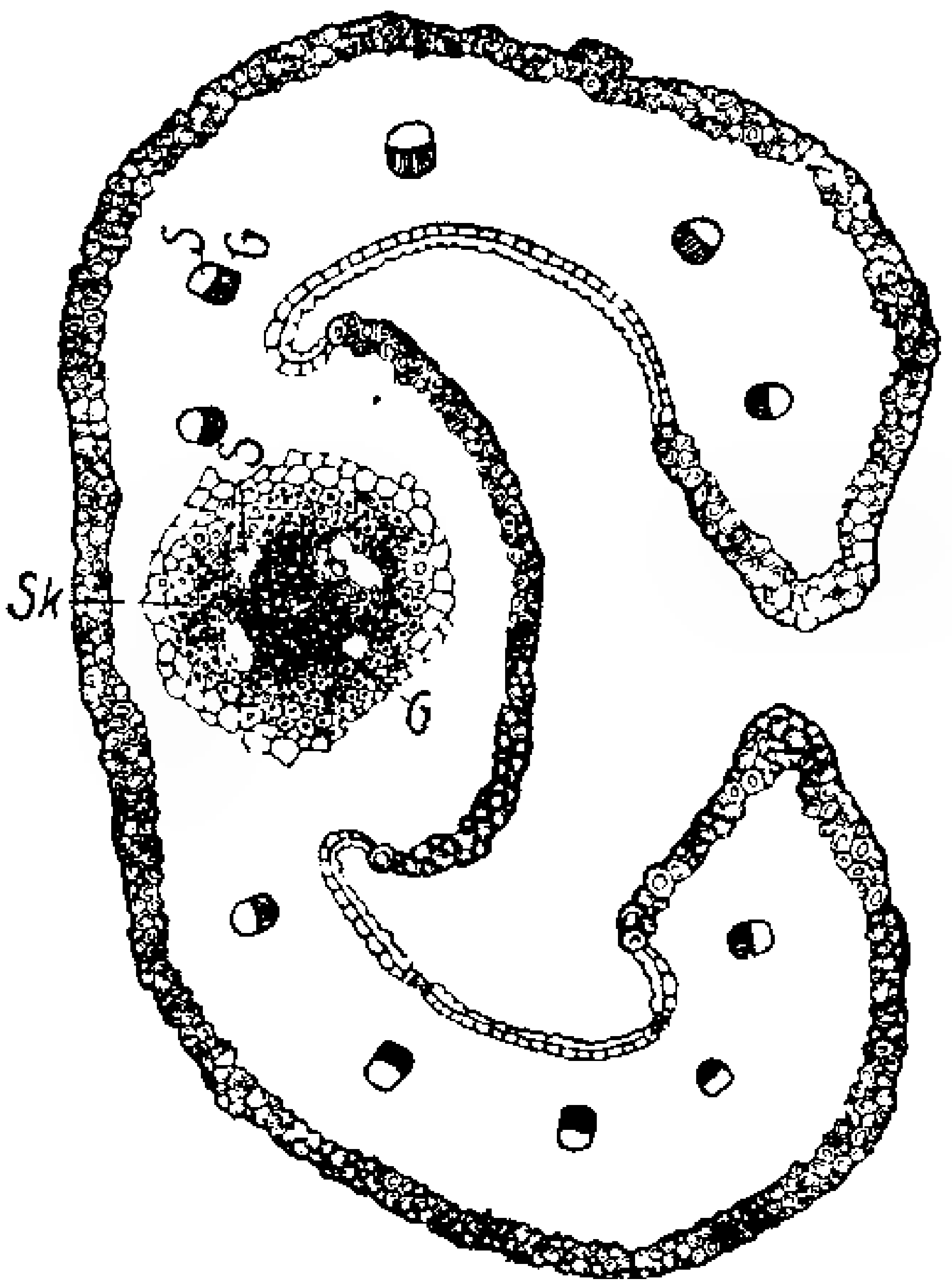


Fig. 33. Querschnitt durch das Blatt von S. reduplicatum.

Als erstes Beispiel führen wir S. graminifolium Sond. (Herbar von F. v. Müller) an. Die Blätter sind schmal vertical und erreichen eine Länge von oft 16 cm und eine Breite von ca. 1 cm. Die Epidermis zeigt das dieser Gruppe eigenthümliche Wachsthum fast auf der ganzen Oberfläche, so dass sehr wenig Platz für Spaltöffnungen frei bleibt. Dieselben liegen in zwei sehr schmalen Gruppen in der Nähe der Mittelrippe. Fast die ganze Unterseite führt Spaltöffnungen. S. lineare Sw. unterscheidet sich vom vorigen durch schmälere, etwas mehr eingerollte Blätter. Die beiden Pflanzen sind von verschiedenen Systematikern sehr oft verwechselt worden. Am schärfsten ausgeprägt jedoch ist der xerophile Typus bei S. pilosum Labill. (Fig. 32) und S. reduplicatum R. Br. (Fig. 33). Die Blätter dieser beiden sind noch bedeutend schmäler wie bei S. graminifolium Sw. und sind ebenfalls vertical gestellt. Die Spaltöffnungen liegen nur noch auf einer Seite in zwei Gruppen vertheilt und zwar merkwürdigerweise auf der morphologischen Oberseite, während die Unterseite mit der aus stark verdickten englumigen Zellen bestehenden, scheinbar mehrschichtigen Epidermis bedeckt ist. Dies erklärt sich dadurch, dass die jungen Blätter bestimmt sind, dem Vegetationspunkt als Schutz zu dienen. Demgemäss ist ihre Aussenseite, also die Unterseite des Blattes, mit der Epidermis gepanzert und die Spaltöffnungen, welche in derselben wegen der Uebereinanderschichtung der Epidermiszellen nicht liegen können, kommen auf die geschützte Innenseite, die morphologische Oberseite des Blattes, zu stehen. Eine derartige Lagerung würde aber, wenn das Blatt gross wird und sich mehr nach auswärts biegt, die Spaltöffnungen in sehr ungünstige Verhältnisse bringen, indem sie unbeschützt wären. Deshalb findet später eine Drehung des Blattstieles statt, welche die Spaltöffnungen auf die scheinbar morphologische Unterseite, welche aber in der That die morphologische Oberseite ist, bringt. Diese Drehung findet bei S. reduplicatum ziemlich früh statt, dagegen bei S. pilosum Labill. erst später. Blätter, welche schon eine Länge von 8 cm erreicht hatten, waren noch nicht gedreht. Am schärfsten tritt der xeromorphe Charakter hervor bei S. reduplicatum, indem dasselbe nicht nur ein noch schmäleres Blatt besitzt wie S. pilosum, sondern ausserdem noch eine Einrollung der Blattspreite zeigt, wodurch die Spaltöffnungen in zwei eingeschlossenen Räumen sich befinden (Fig. 33).

Während die bisher besprochenen Blätter noch deutlich Blattstiel und Blattspreite zeigen, sind die nun zu besprechenden Stylidiumblätter nicht mehr in Petiolus und Lamina gegliedert. Sie sind mehr oder minder nadelförmig und es ist auch bei ihnen noch mehr wie bei den beschriebenen die Tendenz vorhanden, dieselbe gegen zu starke Transpiration zu schützen. Daher die Verringerung der Oberfläche (der Blattquerschnitt der meisten ist meist oval bis rund) und der Bau des Mesophylls, welcher ein festeres Gefüge zeigt. Es besteht vorwiegend aus Palissaden, bei einigen sogar ausschliesslich. Auch hier findet sich die Verstopfung der Spaltöffnungen, die starke Verdickung der Epidermis und endlich die verticale Stellung der Blätter.

Die Verdickung der Epidermis ist nicht allgemein, sondern es lassen sich deutlich zwei Gruppen unterscheiden und eine allmähliche Steigerung des xerophilen Charakters beobachten. Nicht verdickte Epidermis besitzen S. adnatum R. Br., S. fasciculatum R. Br., S. falcatum R. Br., S. rhynchocarpum Sond., S. scandens R. Br., S. squamellosum DC., S. luteum R. Br., S. debile F. v. Muell., S. assimile R. Br., S. laricifolium Rich., S. thesioides DC., S. diuroides Lindl., S. violaceum R. Br., S. junceum R. Br., S. streptocarpum Sond. Am wenigsten scharf ist der xerophile Charakter bei S. scandens, der einzigen Kletterpflanze der Familie ausgeprägt (Tafel XIV Fig. 21). Die Epidermiszellen sind hier sehr gross, zwar verdickt, besitzen aber ein grosses Lumen (Fig. 34). Die Blattspitze ist hier zu einem bis 2 cm langen Haken umgewandelt. Der centrale Theil des Mesophylls besteht aus Sklerenchym. Wie schon früher erwähnt, ist das Blatt auch dadurch bemerkenswerth, dass die Siebtheile des Gefässbündels nach der Oberseite zu liegen.

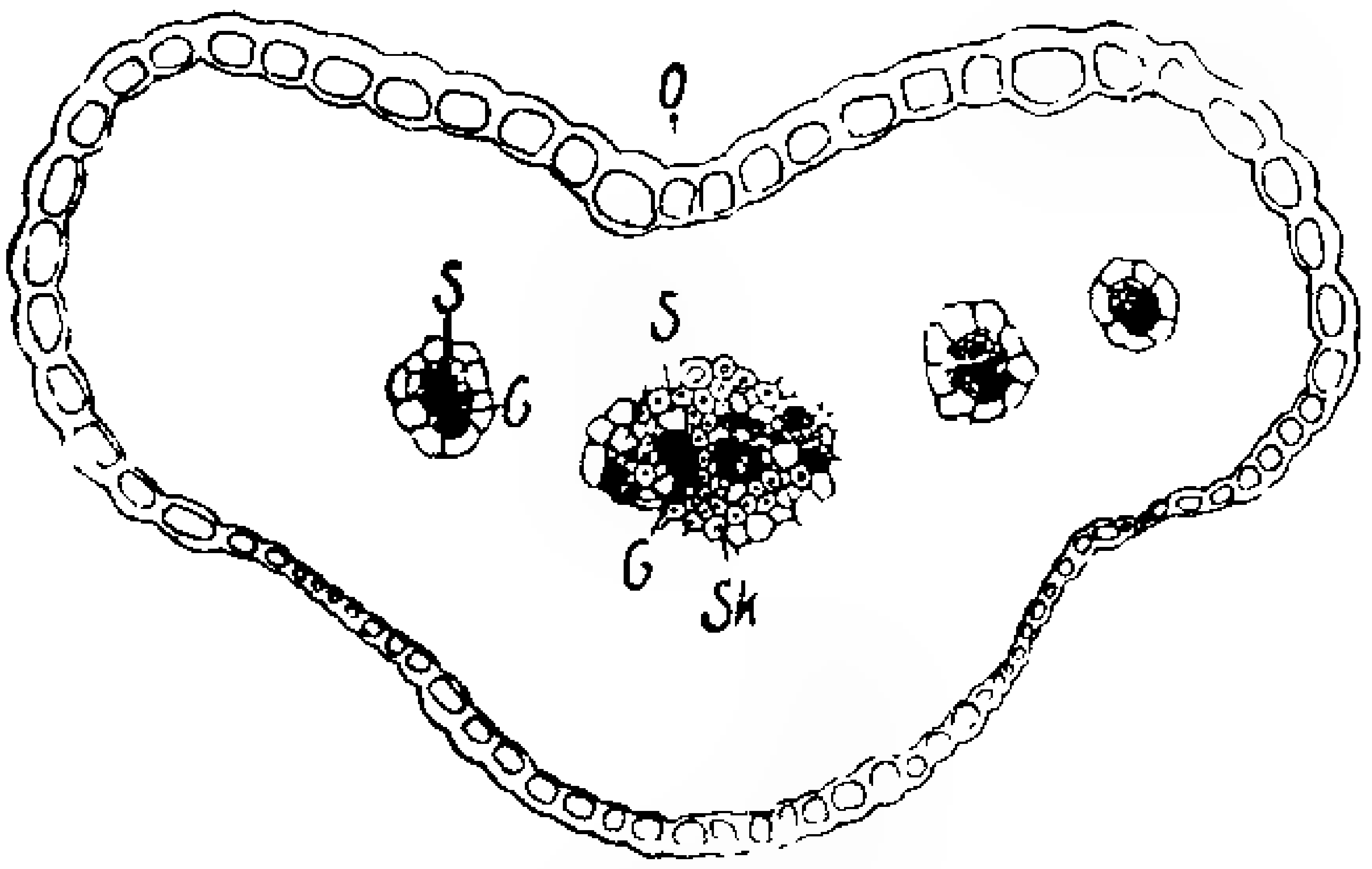


Fig. 34.

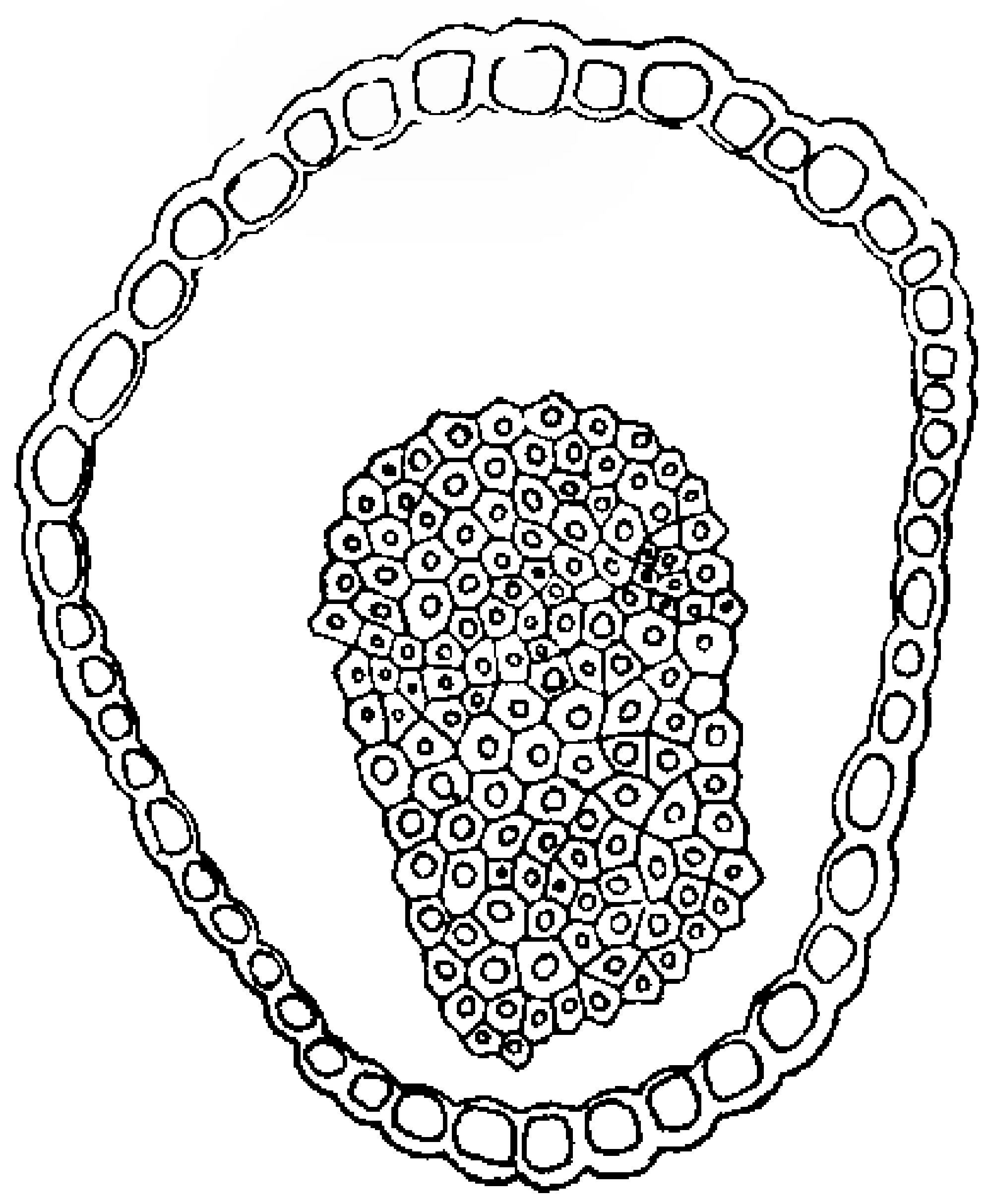


Fig. 35.

Querschnitte durch ein Blatt von S. scandens. Fig. 34 durch die Lamina, Fig. 35 durch die Spitze. *O* Oberseite, die Siebtheile *S* liegen nach oben, *G* Gefässe, *Sk* Sklerenchym.

Als zweites Beispiel führen wir das Blatt von S. diuroides an. Dieses ist deutlich nadelförmig und diese Gestalt ermöglicht es, eine grosse Anzahl von Assimilationszellen so anzuordnen, dass sie nach aussen die geringste Oberfläche bieten, und wir finden auch auf dem Querschnitt die Palissaden ringsherum angeordnet.

Noch xeromorpher ist das Blatt von S. streptocarpum Sond. (Fig. 36). Während es die Blattgestalt mit S. diuroides gemein hat, finden wir bereits in der Nähe der Mittelrippe und an der Spitze des Blattes eine stark verdickte Epidermis. Ausserdem ist eine mehrfache

Lage von Palissaden wahrzunehmen. Durch die Verdickung einiger Epidermiszellen ist in S. streptocarpum Sond. ein Uebergang zu den folgenden, bei denen eine allgemeine Verdickung der Epidermiszellen Regel ist, gegeben. Ausserdem sind die Spaltöffnungen zu Gruppen vereinigt und das Mesophyll zeigt ein festes Gefüge.

Bei S. eglandulosum F. v. Muell. finden wir auf dem beinahe isodiametrischen Querschnitt die Spaltöffnungen in vier schmalen Rinnen vor (Fig. 37). Die Epidermiszellen sind zwei- bis dreimal über einander gelagert, verdickt, besitzen jedoch ein deutliches Lumen. Das Mesophyll besteht der Hauptsache nach aus Palissaden, und nur unterhalb der Spaltöffnungen finden sich Stellen, welche aus Schwammparenchym bestehen. Der Querschnitt des Blattes von S. eriopodum (Fig. 2) ist ungefähr gleichschenklig, rechtwinklig. Während eglandulosum noch vier Reihen von Spaltöffnungen besass, finden wir hier nur zwei auf den beiden Kathetenseiten liegende vor. Es sind jedoch auch auf der Hypotenusenseite einige wenige Stomata zu finden. Dieselben sind aber jedenfalls nicht functionsfähig. Gewöhnlich sind alle Stomata ausserdem noch in eine Grube versenkt. Die Epidermiszellen sind hier faserförmig. Sie besitzen oft eine Länge von 2 mm, während ihr Durchmesser nur 0,03 mm beträgt. Sie sind stark verdickt, besitzen ein sehr enges Lumen und sind vier- bis neunfach über einander gelagert. Das Mesophyll besteht gänzlich aus liegenden Armpalissaden. Auch ist das Blatt deshalb erwähnenswerth, weil die Siebtheile der Seitenrippen regelmässig nach oben liegen. Das am meisten xeromorphe Blatt von allen Stylidiaceen ist das von S. scariosum DC. Vor allem ist dasselbe äusserst reducirt. Die Blätter werden selten grösser wie 2 cm. Die Epidermis ist verdickt und die Zellen liegen über einander. Die zu äusserst liegenden Epidermiszellen sind zu Papillen ausgewachsen, welche die rauhe Beschaffenheit der Blätter verursachen. Spaltöffnungen sind nur in geringer Zahl auf der Unterseite zu finden. Das Mesophyll besteht aus gleichmässigen runden Zellen, welche weder als Palissaden noch als Schwammparenchym gedeutet werden können, besonders da nur äusserst wenig Chlorophyll vorhanden ist. Dagegen führen sie Tannin in grosser Menge. Auf dem Blütenstengel sitzen

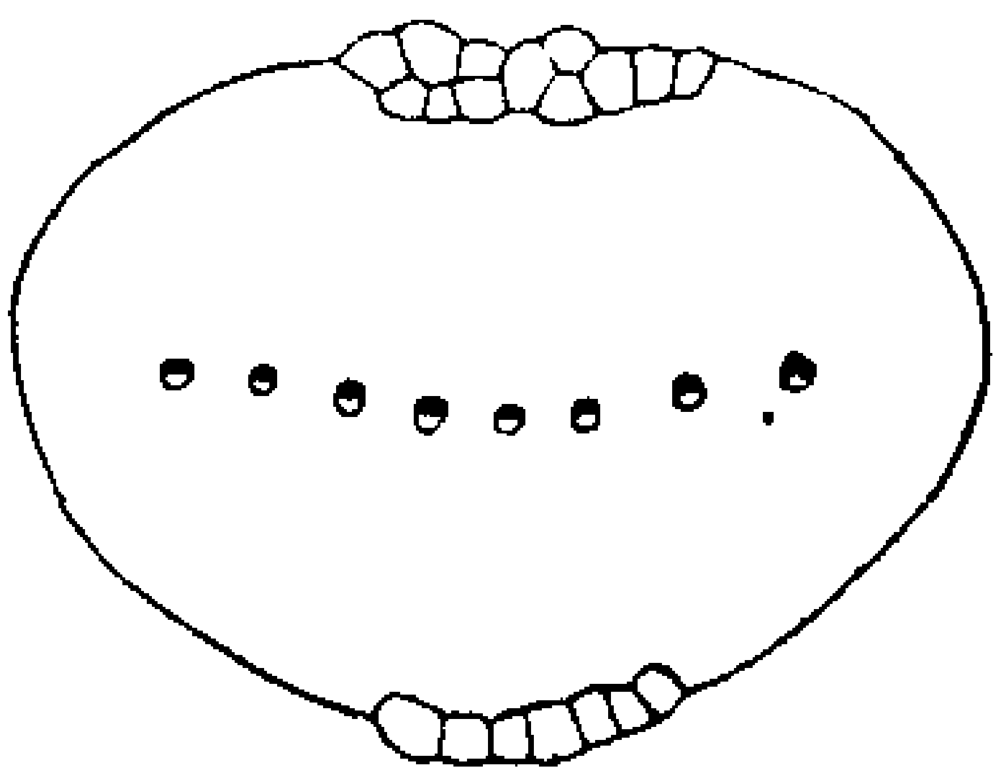


Fig. 36. Schematischer Querschnitt durch das Blatt von S. streptocarpum.

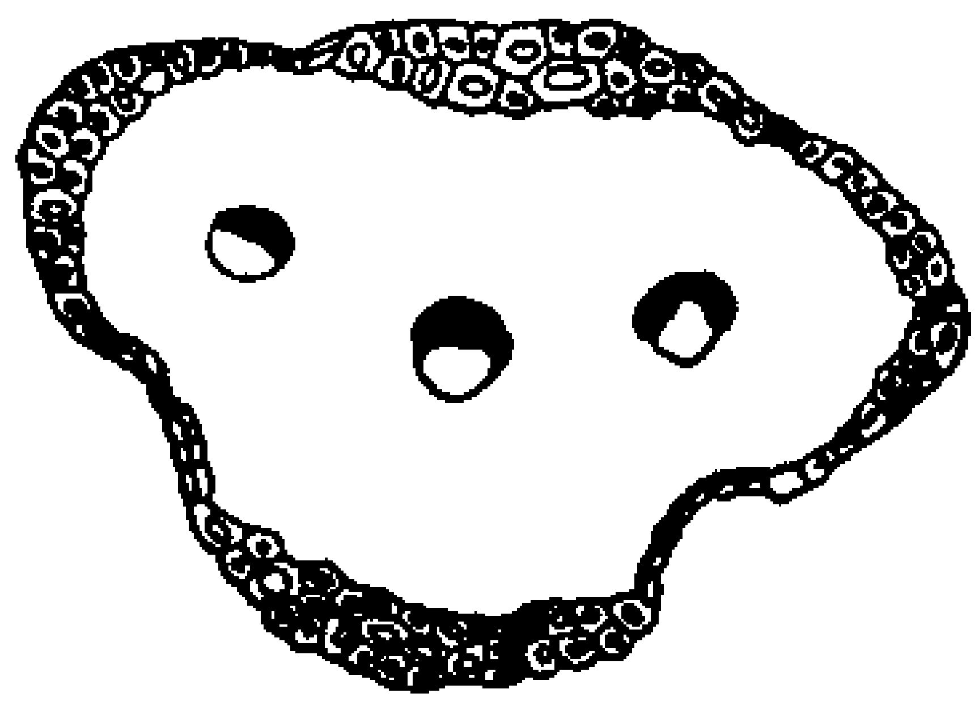


Fig. 37. Querschnitt durch das Blatt von S. eglandulosum. Die Gefässtheile sind schwarz.

nur sehr kleine Schuppen. Aus Allem diesem geht hervor, dass diese Blätter nicht mehr assimilatorische Function besitzen, was ja auch nicht nöthig ist, da hier der Stengel diese übernommen hat.

Blüthe.

Bezüglich der Entwickelung der Blüthe brauche ich nur auf die Arbeit Baillon's¹) zu verweisen, welcher von derselben gute Abbildungen gibt. Derselbe fand in jungen Blüthen die Anlage von fünf Kelchblättern, fünf Kronblättern, zwei Staubblättern und zwei Fruchtblättern vor, im Gegensatze zu Schacht²), welcher die Anlage von fünf Staubblättern beobachtet haben will. Mir ist es bei S. adnatum R. Br. und S. fasciculatum, deren Blüthen ich untersuchte, nicht gelungen, die übrigen drei Staubgefässanlagen aufzufinden, und ich kann daher Baillon's Ansicht nur bestätigen. Baillon hat für seine Untersuchungen S. graminifolium Sw. herangezogen, welches zwei Fruchtknotenfächer besitzt. Eine Stylidiumart mit einfächerigem Fruchtknoten war ihm nicht zugänglich. Fig. 38 zeigt uns die Anlage des Fruchtknotens von S. fasciculatum, wo durch Verkümmerung der ausgewachsene Fruchtknoten einfächerig wird. Wir bemerken, dass die Placenta sich nicht gerade aus dem Blüthenboden erhebt, sondern schief gestellt ist und sich an ein Carpell anlehnt.

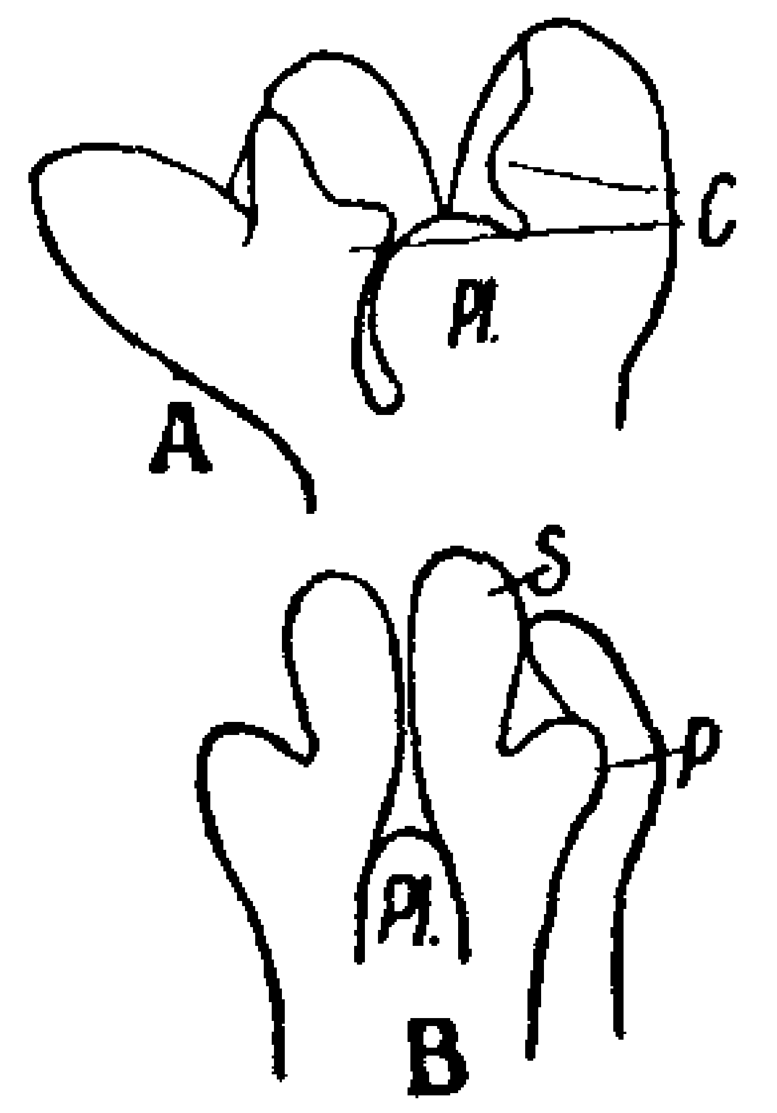


Fig. 38. Blüthenentwickelung von S. fasciculatum. *B* um 90° gegen *A* gedreht. *C* Fruchtblätter, *Pl* Placenta, *S* Staubblätter, *P* Kronblätter.

Die fertige Blüthe von Stylidium ist folgendermaassen aufgebaut. Sie besitzt fünf ungleiche Kelchblätter, welche in einigen Fällen verwachsen sind. Die Korolle besteht aus zwei kleineren und zwei grösseren, ovalen Blumenblättern. Zwischen letzteren beiden liegt bei S. adnatum R. Br. ein polsterförmiges, mit einer Drüsenschicht bedecktes oder bei S. calcaratum R. Br. ein sehr dünnes, löffelförmiges fünftes Blumenblatt, welches als Labellum bezeichnet wird.

Das Gynostemium ist etwas flach gedrückt und ragt aus der Blüthe hervor. Am oberen Ende sitzen die vier Pollensäcke der beiden Antheren an. Zwischen denselben oder vor denselben, S. calcaratum R. Br., liegt die mit langen Papillen versehene Narbenplatte. Der Fruchtknoten ist theils ein-, S. adnatum u. s. w., theils zweifächerig,

---

1) Baillon in Adansonia XII p. 354 u. pl. II.

2) Schacht, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse p. 65.

S. graminifolium Sw., S. scandens R. Br. u. s. w.; in letzterem Falle mit einer viele Samenanlagen tragenden Centralplacenta versehen. In jugendlichem Zustand ist das Gynostemium stark gebogen. Später finden wir es entweder gegen das Labellum herabgebogen, oder mit den Pollensäcken in das löffelförmige Labellum hineingeschoben.

Die Bewegungserscheinungen, welche das Gynostemium zeigt wurden zuerst von Morren [1]) im Jahre 1837 bei S. graminifolium Sw. studirt. Er beobachtete, dass in Folge eines mechanischen Reizes das umgebogene Gynostemium lebhaft in die Höhe springt, bis es mit seiner Narbe ein dem Labellum schief gegenüber liegendes Blumenblatt berührt. Ausserdem fand er, dass auch ohne mechanischen Reiz das Gynostemium noch eine autonome Bewegung zeigt, bei welcher das Zurückgehen des Gynostemiums viel schneller erfolgt. Die Bewegung des Gynostemiums erfolgt nicht in perpendikulärer Richtung, sondern es biegt dies nach rechts oder links aus. Für diese Erscheinung gibt er folgende Erklärung: „En effet, quand une force latérale, comme le vent etc., vient à agir sur la colonne, en même temps que son redressement ou son abaissement s'opère, elle suit la resultante de ces deux puissances et se dirigeant alors plus ou moins obliquement, elle est ramenée, si elle s'abaisse, derrière l'un ou l'autre bras du labellum, qui la retient dans cette position comme un crochet, si elle se relève au contraire, derrière l'une des six pointes ou appendices de la corolle, qui font alors l'office de dentelures, entre les intervalles desquelles la colonne est arrêtée etc.“

Bei einer anatomischen Untersuchung fand Morren im Gynostemium verschiedene Zellformen, deren jeder er einen besonderen Namen beilegt: Pinenchyme, Ovenchyme, Merenchyme, Conenchyme, Pleurenchyme, Cylindrenchyme.

Nach ihm nehmen weder die Epidermis, noch die Gefässbündel activen Theil an der Bewegung. Er sucht dies durch folgendes Experiment zu beweisen. Er schneidet bei einem Langschnitte durch die Breite der reizbaren Stelle einen bandförmigen Theil des inneren Gewebes aus, welcher an einem Ende noch mit dem ganzen Schnitte zusammenhängt, und fand, dass dieselbe lebhaft zurückkrümmt und dann in seine erste Stellung wieder zurückgeht um dies sogar zu wiederholen.

Damit glaubt er den Beweis für seine Behauptung erbracht, dass die Bewegung allein abhängig sei, von den kleinen Stärkekörnern,

---

[1]) **Morren**, Mem. de l'Acad, du Bruxelles 1838 Taf. XI.

welche sich nur im innersten Theile des Gewebes an der reizbaren Stelle vorfinden, und nennt dieselben direct „le systeme nerveaux“. Er sagt: „Il ne restait donc plus qu'à s'assurer si le cylinderchyme intérieur n'est pas à lui seul l'organe du mouvement. Pour cela j'ai séparé les deux fibres avec le derme de la portion centrale, et alors en coupant celle-si à sa base, j'ai vu le segment libre se recourber avec violence etc.“, und weiter: „J'ai répété cette expérience de diverses manières toujours avec le même succès. Ainsi la portion feculifère isolée s'est toujours recourbée avec force. Après un certain temps elle revient à sa position pour se recourber de nouveau etc.“

Der nächste, der sich mit der Bewegungserscheinung beschäftigte war Kabsch[1]). Er stellte Versuche mit S. graminifolium und S. adnatum an. Er kommt zu wesentlich anderen Resultaten wie Morren. Er fand, wie Morren, dass am Knie „eigenthümlicherweise die Epidermis aus papillösen Zellen besteht und zwar besonders die äussere, deren Zellen wenigstens der grösseren Anzahl nach, zitzenartige Fortsätze bilden und zwar, wie es scheint, immer über dem Zellkerne, der häufig fast in das Innere der Erhebung hineinreicht“ etc. Diese reizbare Stelle ist 2—3 mm lang.

Die von Morren beobachtete autonome Bewegung zu sehen ist ihm nie trotz sorgfältigster Aufmerksamkeit gelungen. Er glaubt, dass die Bewegung nur das Resultat eines mechanischen Reizes sei. Dass die Reizbarkeit nicht abhängig sei vom Leben der übrigen Pflanze schloss er aus der Thatsache, dass ein abgeschnittenes Gynostemium auf den Objectträger noch Bewegungen ausführt. „Dies Vermögen geht zwar dem Organe sehr bald, gewöhnlich schon nach dem zweitmaligen Reize, verloren, beweist aber doch seine vollkommen selbständige Reizbarkeit“. In den Stärkekörnern, die an der Biegungsstelle angehäuft sind, konnte er nichts finden als die Beweise einer besonderen chemischen Thätigkeit und sagt im Gegensatz zu Morren:

„Die Bewegung des Organs hängt allein von dem antagonistischen Verhalten der Epidermis und der darunter liegenden mit jener so eng verbundenen Zellschichten ab, wobei die Gefässe, wenn auch mehr mittelbar, theilnehmen mögen.“

Der letzte Forscher, welcher der Bewegungsursache näher getreten ist, war Gad[2]). Derselbe behauptet, dass die Bewegung keine Reizbewegung sei, sondern die Schleuderbewegung, welche das Gyno-

---

1) Kabsch in Bot. Zeitg. 1861 p. 345 - 352.

2) Gad in Bot. Zeitg. 1880 p. 216 u. 233.

stemium ausführt, kommt nach ihm zu Stande durch eine Hemmung einer autonomen Bewegung, welche durch das klebrige Labellum verursacht wird. Zum Beweise dafür legte er auf das Labellum ein Stückchen Papier und fand, dass das Gynostemium nicht unten bleibt, wie es normal der Fall ist, sondern dass es sich allmählich in die Höhe richtet. Ausserdem fand er bei Blüthen, welche fünf ausgebildete Blumenblätter besitzen und bei welchen deshalb keine Hemmung der Bewegung stattfinden kann, dass hier nie eine Schleuderbewegung zu beobachten war, sondern nur eine langsame Hin- und Herbewegung.

Er fand, dass „in der frisch entfalteten Blüthe das Gynostemium aufrecht steht. Wenn die Antheren sich zur Oeffnung anschicken, so beginnt die erste, nicht auf Wachsthumsverhältnisse zu beziehende Krümmung des Organs“. Nach der Oeffnung der Antheren tritt erst die „Schleuderbereitschaft“ ein. In diesem Zustande des Gynostemiums kann man durch eine leichte Erschütterung eine plötzliche Bewegung hervorrufen, bei der die mehr als einen halben Kreisbogen beschreibenden Antheren ihren Pollen weit von sich schleudern. Der Rückgang geht viel langsamer vor sich, so dass man sie mit dem Auge gerade noch verfolgen kann. Endlich sagt er, die Ursache der Bewegung sei „die Aenderung der Gewebespannung, aber auch kein Reizphänomen, denn sie ist in ihrer Periode und in der Form ihres Verlaufes durch das Leben nicht zerstörende Einwirkung nicht zu beeinflussen.“ Seine Versuche sind allerdings, wie er selbst schreibt, noch nicht abgeschlossen.

Im Folgenden sollen nun meine eigenen Beobachtungen aufgezählt werden. Ich experimentirte erstens mit S. adnatum R. Br. und zweitens mit S. calcaratum R. Br.

Die vorher beschriebenen Versuche von Morren, Kabsch und Gad sind auch von mir fast sämmtlich angestellt worden. Aus allen diesen Versuchen möchte ich jedoch eine andere Schlussfolgerung ziehen wie das von Morren, Kabsch und Gad geschehen ist. Es lässt sich in allen diesen Versuchen die Bewegung des Gynostemiums der Hauptsache nach auch durch ein ungleichseitiges Wachsthum und durch eine Hemmung desselben erklären.

Die ersten Experimente wurden im Mai 1899, die letzten im April 1900 gemacht. Während im Jahre 1899 das Wetter schön warm und sonnig war, und die ganze Vegetation in lebhaftem Wachsthum sich befand, herrschte im April 1900 eine sehr strenge Kälte; die Vegetation war sehr weit zurück und das Wachsthum hatte kaum angefangen. Trotzdem ich die Pflanzen im Warmhause mit möglichst viel Licht cultivirt hatte, habe ich in diesem Jahre nie so lebhafte Bewegung des Gynostemiums beobachten können wie zur selben Zeit im Jahre vorher.

Wie schon erwähnt, ist eines von den fünf Blumenblättern in ein den übrigen an Grösse weit nachstehendes Labellum umgewandelt, welches bei den verschiedenen Arten verschieden gebildet ist. Dasselbe liegt zwischen den beiden grossen Blumenblättern. Ein Querschnitt des Polsters von S. adnatum R. Br. zeigt ein kleines fleischiges Polster, dessen obere Schicht aus sehr langen und drüsenartigen Zellen besteht (Fig. 39). An dem dem Polster schief gegenüber liegenden Blumenblatte findet man noch einen sehr kleinen Auswuchs, welcher gleichfalls mit einer drüsenartigen Zellschicht versehen ist (Fig. 40). Zwischen diesem Auswuchs und dem Labellum bewegt sich das Gynostemium hin und her. Wie von Morren, Kabsch und Gad erwähnt, liegt in einer fertigen Blüthe das Gynostemium dem Labellum fest an und sobald man es berührt, springt es sogleich lebhaft in die Höhe und biegt nach der anderen Seite über, bis es das gegenüber liegende Drüsenpolster berührt. In dieser Lagerung bleibt das Gynostemium einige Zeit und geht dann allmählich zurück. Erst nach circa einer halben Stunde kann eine zweite Bewegung von gleicher Intensität ausgelöst werden.

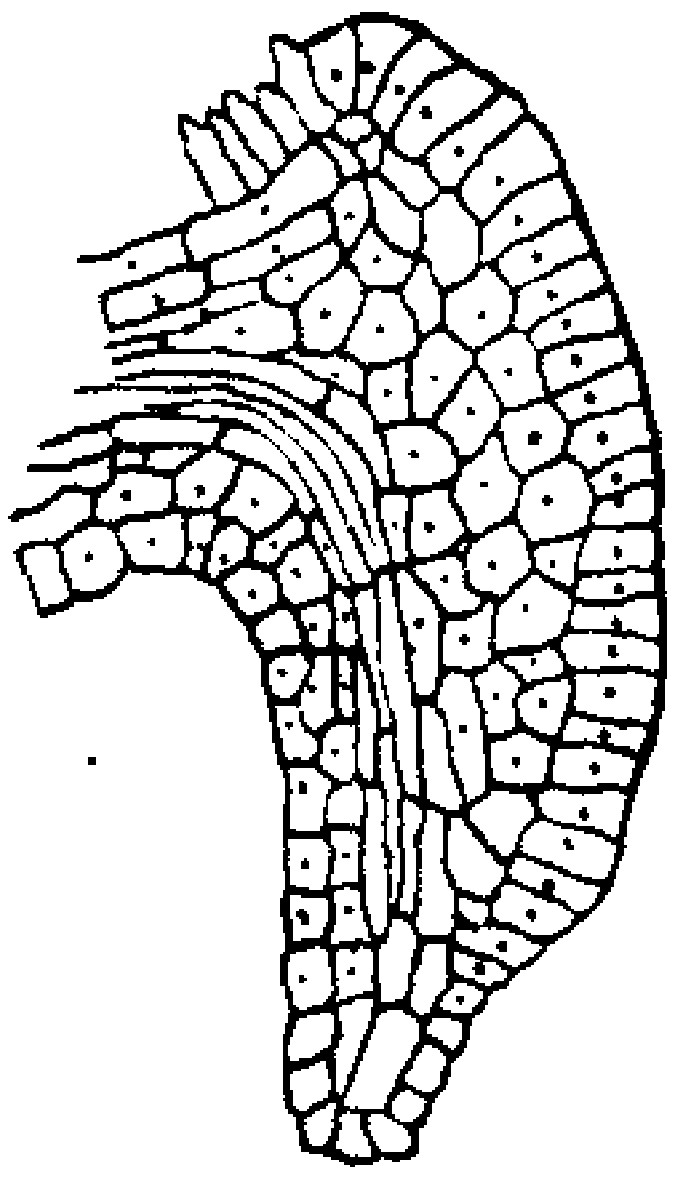


Fig. 39. Querschnitt durch das Labellum von S. adnatum.

Morren sagte, dass er noch eine autonome Bewegung beobachtet hat. Diese Bewegung ist von Kabsch bestritten. Ich habe dieselbe sehr oft beobachtet, jedoch nur bei einer hohen Temperatur (21°) und in der Nacht. Ich habe um zwei Uhr früh bei eben dieser Temperatur beobachtet, dass die von Morren beobachtete autonome Bewegung sehr lebhaft vor sich geht. Ueberall sprangen die Gynostemien plötzlich in die Höhe und der Rückgang erfolgte wie von Morren beschrieben, in circa einer halben Minute. Diese Erscheinung lässt sich aber auch ohne Annahme autonomer Reizbewegung allein durch eine Wachsthumerscheinung erklären. Die für den Eintritt der Bewegung günstigsten Verhältnisse sind auch diejenigen, welche das Wachsthum am meisten fördern.

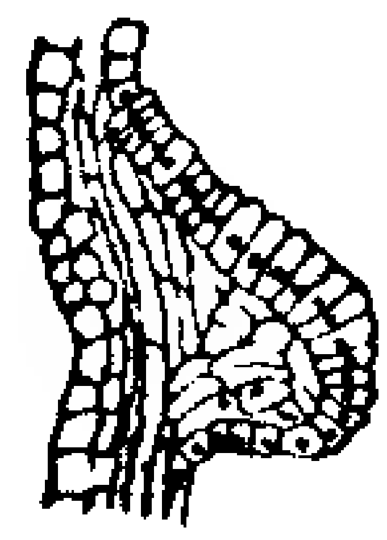


Fig. 40. Auswuchs auf dem dem Labellum gegenüberstehenden Kelchblatt.

Das von Morren ausgeführte Experiment zum Nachweis, dass die Epidermis keine Rolle spielt, ist mir wie Kabsch nie gelungen.

Allein, was er sehr oft mit gleichem Resultate beobachtet hat, kann man kaum bestreiten. Aber auch dies Experiment lässt sich, wie mir scheint, durch die Annahme ungleichseitigen Wachsthums erklären.

Das Experiment Kabsch's, welcher an einem abgeschnittenen Gynostemium Bewegungen beobachtete und daraus schloss, dass das Gynostemium selbständige Bewegungsfähigkeit besitzt, findet gleichfalls seine Erklärung durch Annahme des ungleichseitigen Wachsthums. Mit Gad stimme ich überein, dass eine plötzliche Bewegung zu Stande kommen kann nur durch eine Hemmung, welche normalerweise durch das Labellum verursacht wird. Ich habe nicht nur ein Stückchen Papier auf das Labellum gelegt, sondern auch die ganze Blumenkrone entfernt, und ich habe, wie Gad, nur eine langsame Hin- und Herbewegung beobachtet. Bei Entfernung der Blumenkrone ist das Bewegungsfeld nicht nur ein halber, sondern fast ein ganzer Kreis, in dem nun das Gynostemium einmal auf der einen Seite, das andere Mal auf der gegenüberliegenden, der des Fruchtknotens, sich anlegt.

Weiter habe ich beobachtet, dass an einer Blüthe, bei welcher die Blumenkrone entfernt war, eine plötzliche Bewegung des Gynostemiums sich erzeugen lässt. Wir brauchen nur durch irgend ein Hinderniss das in langsamer Bewegung befindliche Gynostemium einige Zeit aufzuhalten, so wird bei Entfernung dieser Hemmung eine plötzliche Bewegung ausgeführt.

Kabsch versuchte eine Bewegung mit Elektricität auszulösen, wie es ihm bei anderen Pflanzen gelungen war, hat aber keine Bewegung auslösen können.

Ein weiterer von mir angestellter Versuch ist folgender. Eine blühende Pflanze wurde in einen mit Aether- oder Chloroformdämpfen erfüllten Raum gebracht und ich konnte dabei beobachten, dass jedes der verschiedenen Gynostemien in einer anderen Lage fixirt wurde, während z. B. die Blätter der Sinnpflanze bei gleicher Behandlung alle in gleicher Lage fixirt werden.

Dieses Experiment lässt die Annahme, dass die Bewegung Folge des Wachsthums sei, jedenfalls als gerechtfertigt erscheinen.

Man kann an dem Gynostemium ein sehr rasches Wachsthum verfolgen. Das Gynostemium von S. adnatum R. Br. ragt beim Öffnen der Blüthe kaum aus dem Schlunde derselben hervor, während es im ausgewachsenen Zustande wenigstens zwei Mal so lang ist, und dieser Zuwachs, der ca. 1 cm beträgt, wird in ungefähr 24 Stunden unter gewöhnlichen Verhältnissen erreicht. Um einen Kreisbogen von ungefähr 200° zu beschreiben, braucht das Gynostemium ungefähr

25 Minuten, wenn das Labellum entfernt wurde. In älteren Blüthen braucht es zum gleichen Weg eine längere Zeit. Dies stimmt mit der Beobachtung Kabsch's überein, der schreibt, dass bei jungen Blüthen die Intensität der Bewegung eine bedeutend grössere sei wie in älteren.

Mikrotomschnitte durch jüngere und ältere Gynostemien zeigen, dass bei letzteren die Zellen länger sind wie die bei ersteren. Das rasche Wachsthum würde jedoch nicht so auffallen, wenn es auf beiden Seiten des Gynostemiums zu gleicher Zeit gleich stark wäre. Dasselbe ist aber, wie sich leicht beobachten lässt, ein ungleichseitiges. Bringen wir an einem Gynostemium beiderseits in gleicher Höhe eine Tuschmarke an und beobachten das Gynostemium bei einer rasch wachsenden Pflanze mittelst eines Horizontalmikroskopes bei starker Vergrösserung (Leitz 7, III), so sieht man bald die eine, bald die andere Tuschmarke in die Höhe rücken, was nur geschehen kann, wenn einmal die eine, einmal die andere Seite stärker wächst.

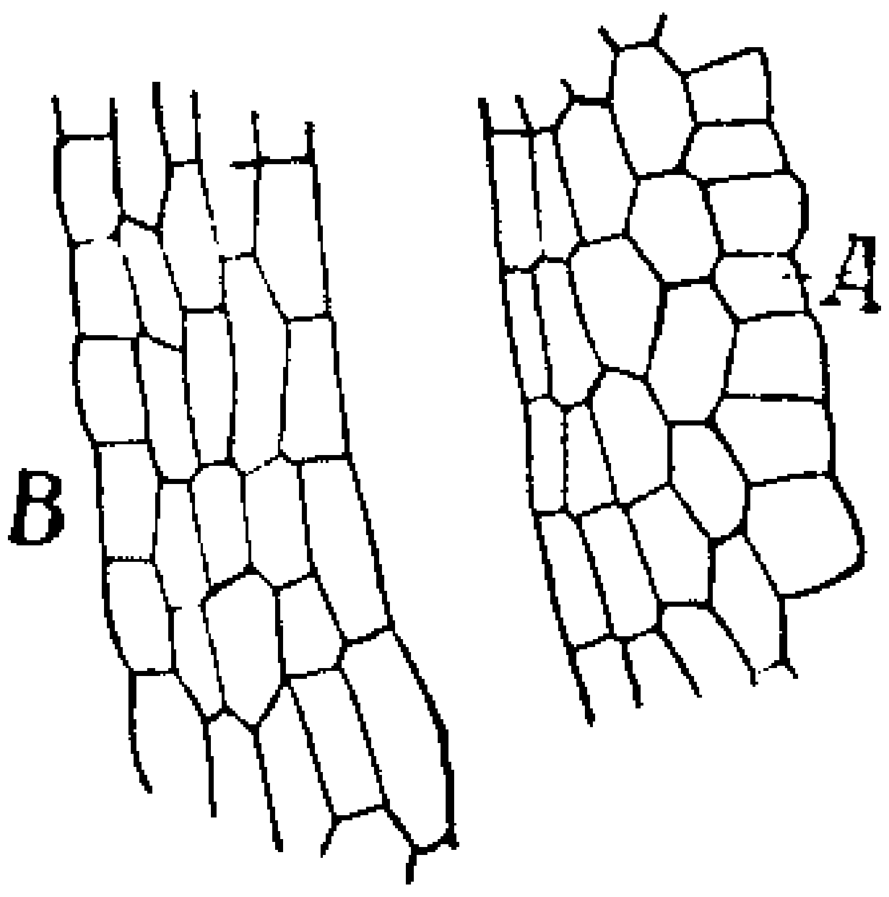


Fig. 41. Längsschnitt durch das Gynostemium von S adnatum. *A* auf der concaven, *B* auf der convexen Seite.

Ein Längsschnitt durch die Biegungsstelle zeigt, dass die Zellen auf der äusseren Seite der Krümmung länger sind wie diejenigen der inneren Krümmungsseite (Fig. 41).

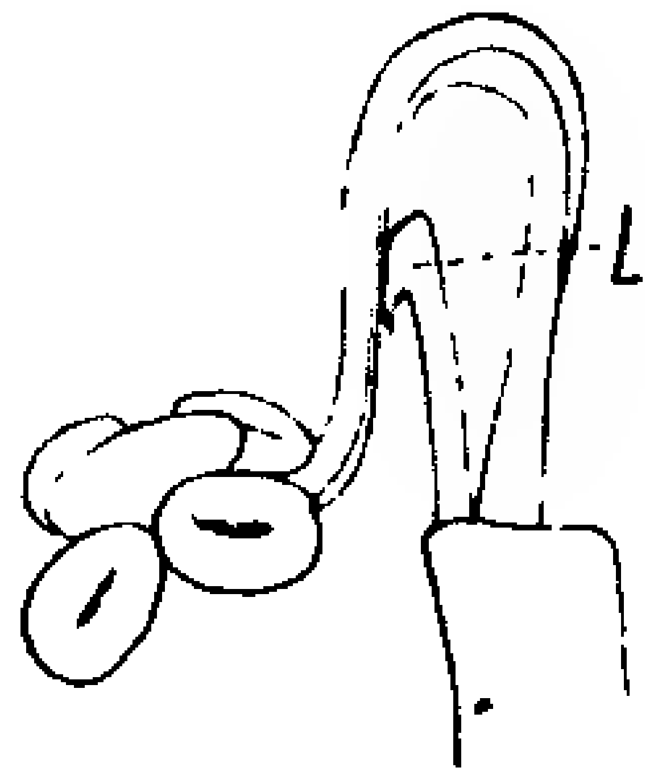


Fig. 42. Blüthe von S. adnatum nach Entfernung von Kelch und Krone. *L* Labellum.

Eine kurze Erwägung zeigt uns auch, dass es nicht einmal eines grossen Zuwachses bedarf, um uns die Bewegung als schnell erscheinen zu lassen. Wir sehen hier dasselbe Experiment von der Natur vorgeführt, welches wir gewöhnlich zu demonstriren pflegen, um das Wachsthum der Pflanzen zu veranschaulichen, das Experiment mit dem Zeiger am Bogen. Die wachsende Pflanze wird in unserem Falle vorgestellt durch eine oder mehrere wachsende Zellschichten auf einer Seite des Gynostemiums; der Zeiger wird durch das oberhalb der wachsenden Zone befindliche Gynostemiumende repräsentirt, welches auf der nicht wachsenden Seite als Wellenachse befestigt ist. Die Länge einer Seite des Zeigers entspricht also dem Durchmesser des Gynostemiums. Der längere Arm des Zeigers entspricht dem über der Biegungsstelle liegenden Theil desselben. Die eine Seite des Zeigers ist, wie wir sehen, ungefähr 30 Mal so lang wie die andere und wird demnach einen Zuwachs auf einer Seite ganz beträchtlich deutlicher zur Anschauung bringen (Fig. 42).

Das wachsende Gewebe zeigt einen zarteren Bau wie das in den übrigen Theilen des Gynostemiums. Bei S. pilosum konnte ich papillös vorgewölbte Epidermiszellen beobachten, wie sie von Morren schon bei S. graminifolium abgebildet wurden. Derartige Papillen finden sich jedoch auch in der Nähe der Narbe. Die von Gad schon nur auf der concaven Seite der Krümmung bei S. adnatum beobachtete Faltung der Zellen ist nur eine passive.

Bei S. pilosum war diejenige Stelle des Gynostemiums, welche mit dem Labellum in Berührung kommt, mit anders gestalteten Epidermiszellen versehen. Es war dies auch der einzige Fall, während bei allen übrigen Arten, wie schon Gad erwähnt, die Zellen gleichartig ausgebildet waren.

Ausgezeichnet ist die Biegungsstelle auch durch die grosse Anhäufung von Stärke. Die Zellen sind so dicht mit Stärke erfüllt, dass man schon mikroskopisch, besonders deutlich an Alkoholmaterial, ein weisses Band an dieser Stelle wahrnehmen kann.

Endlich habe ich beobachtet, dass man durch Plasmolyse nie eine Bewegung hervorrufen konnte. Dieser Versuch zeigt uns, dass die Bewegungserscheinung nicht durch Turgor verursacht wird.

Bei einigen Arten dreht sich das Gynostemium im Blüthenrohr ungefähr um 20°, was natürlich die schiefe Bewegung des oberen Theils des Gynostemiums verursacht.

Die Blüthe des kleinen S. calcaratum R. Br. weicht etwas im Bau von der bisher beschriebenen gewöhnlichen Ausbildung der Stylidiumblüthen ab. Das Labellum zeigt nämlich die gewöhnliche polsterförmige Ausbildung, wie wir sie bisher kennen lernten, nicht, sondern es ist löffelförmig. Der untere Theil des Löffels ist zurückgeschoben. Tafel XIV Fig. 13, 14. Mit Ausnahme einiger drüsenartiger Zellen, welche am Uebergang in dem stielförmigen Theil sich befinden, ist das Labellum äusserst dünn. Die übrigen Blumenblätter sind besonders gross und die Blüthe deutlich zweilippig.

Die Lippen bilden in geöffneten Blüthen mit einander einen Winkel von ungefähr 120° (Tafel XIV Fig. 13, 14). Die zwei unteren besitzen an der Austrittstelle aus der Blüthenröhre einen deutlichen Ausschnitt und lassen so eine Lücke zwischen sich, in welcher das Gynostemium sich bewegen kann. Das Gynostemium, welches nicht so lang ist wie bei S. adnatum R. Br. erhebt sich aus dem Blüthenrohr ungefähr um die halbe Länge der Blumenblätter. Der in der Blume eingeschlossene

Theil desselben ist fast cylindrisch. Im oberen Theil bis zur Ansatzstelle der Narbe ist es sehr flach gedrückt und auf der dem Labellum zugekehrten Fläche seitlich eingekrümmt. Zwischen diesen beiden Theilen befindet sich auf der dem Labellum abgekehrten Seite ein kleiner, flaschenförmiger Auswuchs (Fig. 43 und Tafel XIV, Fig. 13, 14, 17). Am oberen Ende sitzt einseitig die Narbe, welche muldenförmig vertieft ist, und die vier Pollensäcke (Tafel XIV, Fig. 15). Zwischen den beiden dem Labellum zugekehrten Pollensäcken findet sich eine kleine, spitzenförmige Hervorragung (Fig. 43). Diese, sowie die Pollensäcke schnappen in die löffelförmige Biegung des Labellum ein, und so wird das Gynostemium festgehalten, während bei S. adnatum, wie wir schon gesehen haben, die Hemmung nur durch die Klebrigkeit des polsterförmigen Labellum verursacht wird.

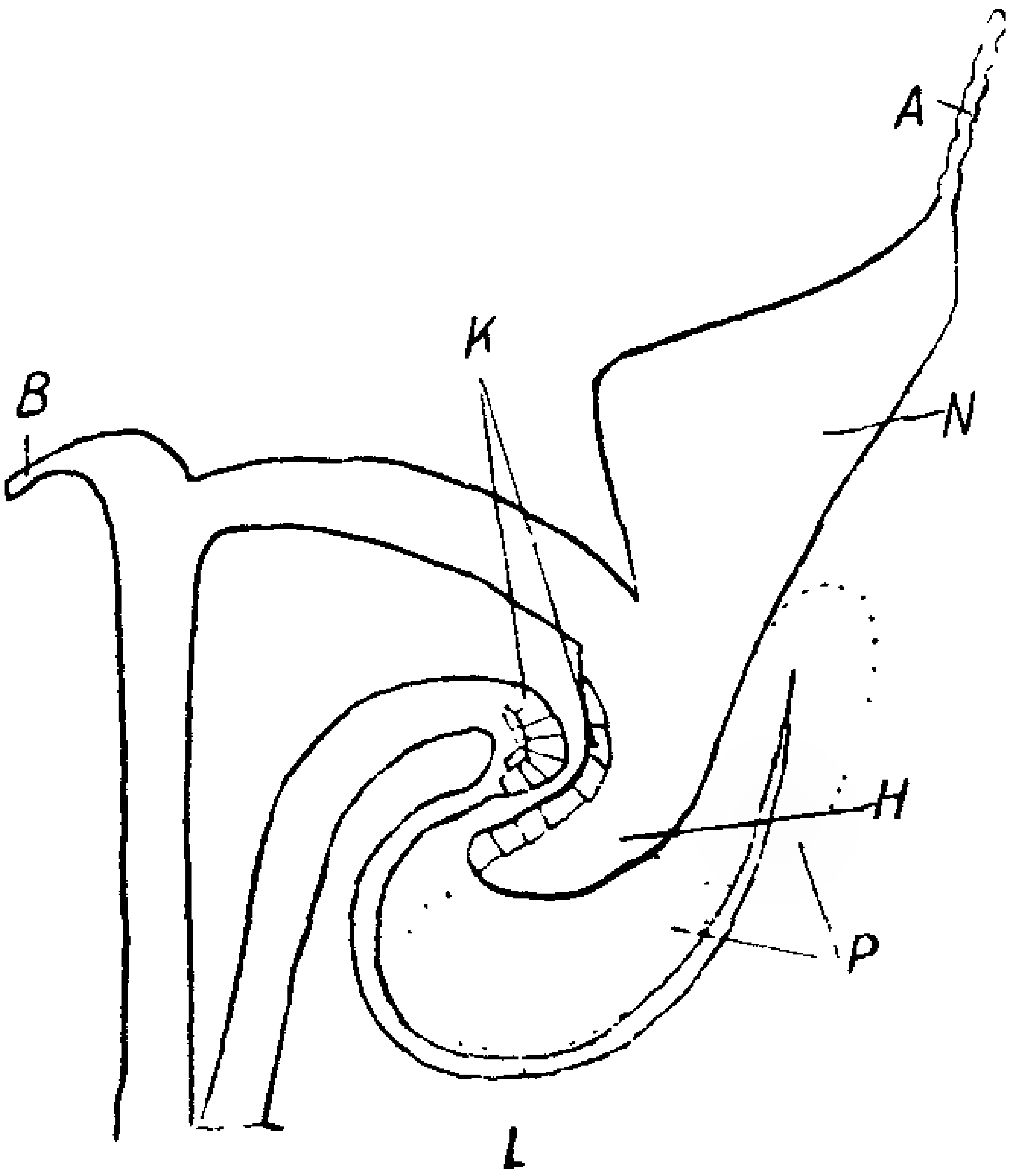


Fig. 43. Längsschnitt durch das Gynostemium und Labellum von S. calcaratum. *A* Narbenhaar, *B* Auswuchs des Gynostemiums, *K* Drüsenpolster, *H* Haken, *N* Narbe, *L* Labellum, *P* Pollensäcke (punktirt).

Ein Längschnitt durch das Gynostemium zeigt uns, dass die Zellwände des oberen Theiles unregelmässig verdickt sind, während die Zellen des unteren Theiles sehr zartwandig bleiben. An den Epidermiszellen des oberen Theiles fällt die Papillenbildung auf. Der obere Theil unterscheidet sich ausserdem durch die Gestalt des Querschnittes (Fig. 44). Während der untere Theil fast cylindrisch ist, ist die obere Fläche sehr stark convex gebogen und die zwei Gefässbündel laufen in den zwei äussersten Rändern. Endlich unterscheiden sich die Zellen des oberen Theiles von denen des unteren durch ihren Inhalt. Dieselben führen bis in die Narbe selbst sehr viel Stärke, während der untere Theil davon frei ist.

Die Haare der Narbe sind fast so lang wie die Narbe selbst. Sie sind einzellig, zeigen aber viele Anschwellungen, was ihnen eine rauhe Beschaffenheit verleiht.

Wie bei S. adnatum ist die Ursache der Bewegung ungleichmässiges Wachsthum auf den beiden Seiten des Gynostemiums. Wir können dieses Wachsthum im unteren Theile des Gynostemiums wahrnehmen. Die Bewegung aber wird hier noch verstärkt durch eine zweite rein mechanische, die nur im oberen Theile zu bemerken ist. Das Gynostemium zeigt niemals eine S-förmige Biegung wie bei S. adnatum, sondern ist nur einfach gebogen (Fig. 44). Wenn das Gynostemium nach unten gebogen ist, so steht der im Blüthenrohr verlaufende Theil schief zum Blüthenboden, der obere gebogene Theil, welcher nach unten sehr stark concav ist, schiebt die Pollensäcke in das Labellum hinein.

Durch das ungleiche Wachsthum erhält das Gynostemium das Bestreben sich zu erheben, in gleicher Weise, wie wir das bei S. adnatum kennen gelernt haben. Wenn aber die Bewegung eingetreten ist und der untere Theil des Gynostemiums schon fast senkrecht zum Blüthenboden steht, bleibt der obere Theil noch gebogen. Im letzten Moment aber fängt die convexe Seite an concav zu werden. Dies geschieht durch einen Druck, welcher auf die convexe Oberseite in der Nähe von dem unteren Theil der oben erwähnten Auswüchse ausgeübt ist (Fig. 44 *C*).

Sobald dies geschieht, kommt eine plötzliche Bewegung zu Stande und die Narben, welche vorher senkrecht nach oben gerichtet waren, werden dem Gynostemium angedrückt und sind der Blumenkrone zugekehrt. Diese letztere Bewegung habe ich auch künstlich hervorrufen können durch einen Druck mit einer Nadel auf die convexe Seite des Gynostemiums.

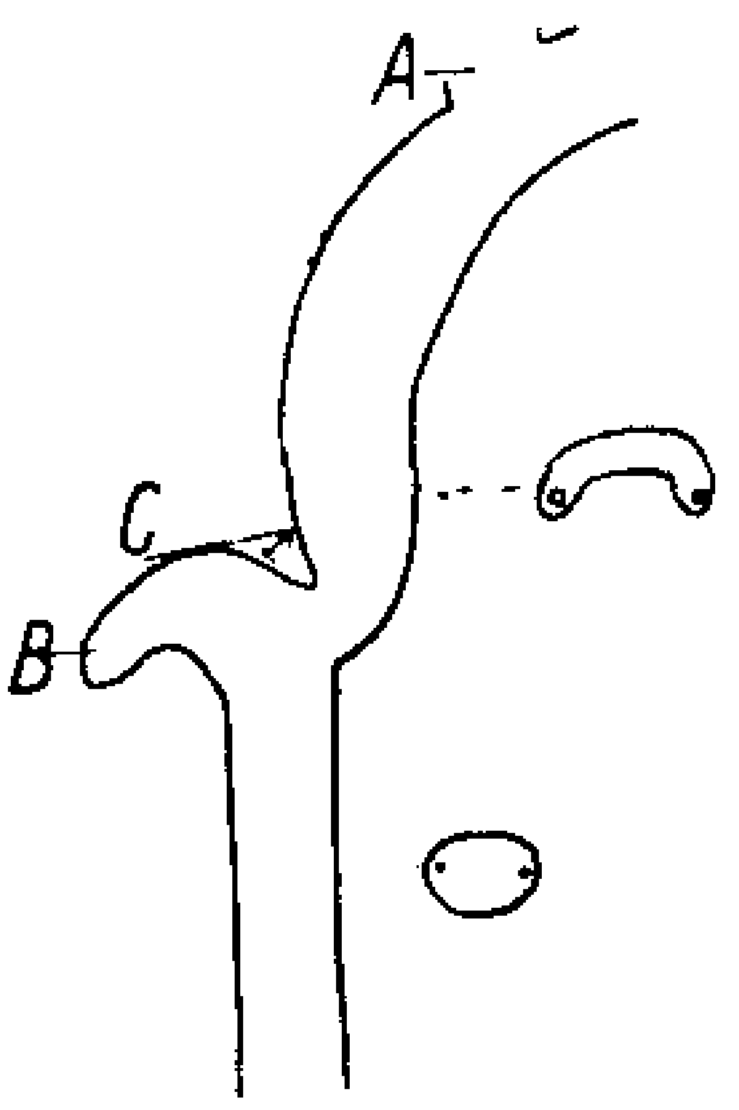


Fig. 44. Längsschnitt durch das Labellum von S. calcaratum. (Siehe Text.)

Die Frage nach der biologischen Bedeutung der Beweglichkeit des Stylidiumgynostemiums lässt sich ohne Beobachtung an Ort und Stelle nicht wohl mit Sicherheit beantworten [1]).

Immerhin werden wir nicht fehlgehen, wenn wir in ihr eine Einrichtung, welche die Kreuzbefruchtung erleichtert, annehmen. Wie schon erwähnt, lässt sich die Bewegung bei S. adnatum R. Br. am schönsten bei der Nacht beobachten. Ohne dass die Pflanze erschüttert wird konnte ich beobachten, wie Pollenmassen auf eine Entfernung von über 12 cm geworfen wurden. Unterstützt wird die Schnellkraft noch durch eine andere Einrichtung. Bei einigen Stylidienarten ist das Gynostemium in der Nähe der schweren Narben nur halb so dick wie sonst und wir dürfen sie wohl als ein Schleudergelenk ansehen.

---

[1]) Thompson in Trans. of the bot. Society Bd. XIV, 1881–1883, pag. 94 bis 105.

Durch diese Einrichtung wird die Kreuzbefruchtung erleichtert, was wir leicht bei den im Warmhause wachsenden Exemplaren nachweisen können.

Bei S. calcaratum sind — wie schon erwähnt — die Verhältnisse anders und diese Pflanze scheint zur Befruchtung ganz auf Insecten angewiesen zu sein. Schon um 3 Uhr Nachmittags, am hellen Tage, zeigt dieselbe eine Schlafbewegung. Die obere Lippe biegt sich nach vorn abwärts und legt sich der unteren fest an. In diesem Zustande blieb die Blüthe meines Exemplars bis ungefähr 9 Uhr Morgens. Zwischen 9 Uhr früh und 3 Uhr Nachmittags ist die Blume für Insectenbesuch geöffnet. Die beiden Blumenblätter der oberen Lippe zeigen im jungen Zustand Auswüchse, welche zusammenwachsen und in der fertigen Blüthe einen langen Sporen bilden, welcher mit Honig gefüllt ist.

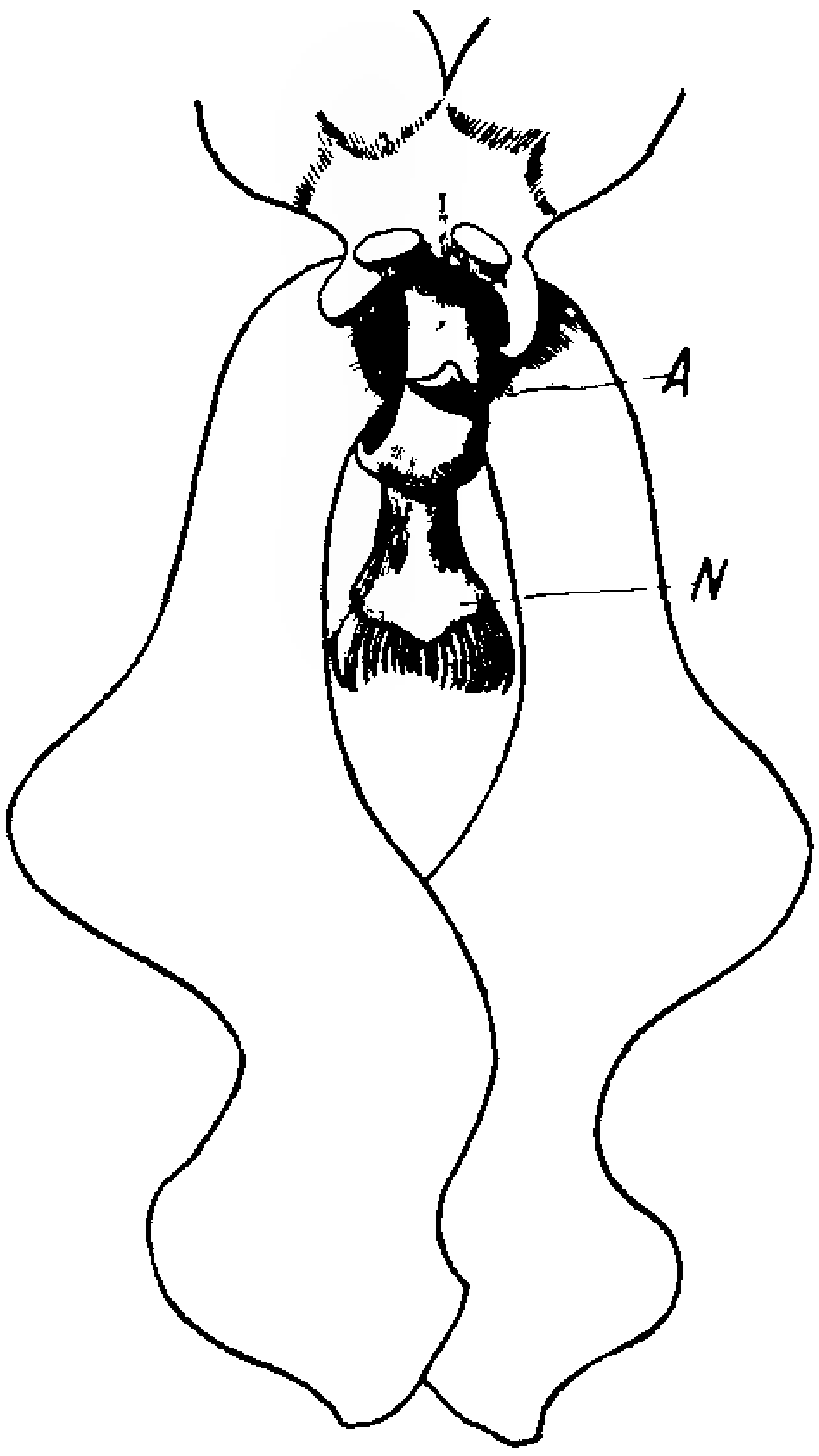


Fig. 45.

Als Schauapparat wirken in der Blüthe vier rothe Flecken. Die beiden unteren Blumenblätter bilden eine Plattform und dienen als Anflugstelle (Fig. 45). Sucht ein Insect zu dem im Sporen befindlichen Honig zu gelangen, so versperrt ihm der flächenförmige Auswuchs des Gynostemiums den Weg (Taf. XIV Fig. 13). Drückt das Insect nun mit dem Rüssel gegen diesen, so werden die Pollensäcke und der dazwischenliegende hakenförmige Auswuchs aus ihrem Lager im Labellum gerissen, so die Hemmung aufgehoben und das Gynostemium springt in die Höhe. Zuerst schleift die pinselartige, mit rauhen Haaren versehene Narbe über den Insectenkörper und nimmt den an demselben befindlichen Pollen auf. Durch die nun folgende plötzliche zweite Bewegung des oberen flachen Theils des Gynostemiums werden die Pollensäcke plötzlich an den Insectenleib gedrückt und das Insect wieder mit Pollen beladen.

Embryoentwickelung.

Der Fruchtknoten der Stylidien ist meist zweifächerig mit Centralplacenta, an welcher eine grosse Anzahl von Samenanlagen sitzen. Bei einigen Arten wächst der Fruchtknoten zu einer langen Spitze aus, z. B. S. adnatum R. Br. Für gewöhnlich aber bleibt der Fruchtknoten kugelförmig, z. B. S. graminifolium u. s. w.

Die Samenanlagen sind anatrop und besitzen nur ein Integument. Der Embryosack ist normal gebaut und zeigt im befruchtungsfähigen Zustande drei ziemlich grosse Antipodenzellen, die Eizelle, zwei Synergiden und den grossen secundären Embryosackzellkern, welcher sehr nahe beim Eiapparat liegt. Dieser selbst besteht aus der runden Eizelle, während die Synergiden längliche Form besitzen. Kurz vor der Befruchtung kann man beobachten, wie der ganze Eiapparat von dichtem Protoplasma umschlossen wird, welches sich kappenförmig bis in die Mikropyle vorzieht (Taf. XIII Fig. 1 u. 2). Dieses Protoplasma zeigt ein sehr starkes Speicherungsvermögen für Farbstoff und färbt sich sehr viel rascher und intensiver wie das übrige des Embryosacks.

Vor der Befruchtung findet sich reichlich Stärke vor; frei davon ist nur die mit dem erwähnten Protoplasma gefüllte Spitze.

Rings um den Embryosack findet sich eine Schichte langgestreckter Zellen, deren Längsachse quer zum Längsdurchmesser des Embryosackes steht (Taf. XIII Fig. 1, 3 u. 4).

Die Zellwände der in der Nähe der Antipoden liegenden Zellen färben sich viel stärker wie die der übrigen Wände. Wahrscheinlich haben diese Zellwände die Function, dem Embryo Nährstoffe zuzuführen, zumal auch später ein Haustorium an dieser Stelle sich bildet.

Gleich nach der Befruchtung sehen wir das obere der Mikropyle zugekehrte Ende des Embryosacks gewaltig auswachsen und in das Gewebe des Integuments unregelmässig eindringen. Dies geschieht, ehe sich noch der secundäre Embryosackzellkern zur Theilung anschickt. Dieser Auswuchs des Embryosackes ist von einem aus Protoplasmafäden gebildeten Netzwerk erfüllt.

Nun beginnt der secundäre Embryosackzellkern sich zu theilen. Bei der ersten Theilung steht die, die beiden Pole der Theilungsfigur verbindende Linie parallel zur Längsachse des Embryosackes (Taf. XIII Fig. 3).

Der obere Zellkern zerfällt in zwei Kerne. Bei dieser zweiten Theilung steht die die Pole der Theilungsfigur verbindende Linie senkrecht auf der Längsachse des Embryosacks. Beide Tochterkerne theilen sich wieder in gleicher Richtung wie bei der ersten Theilung des Embryosackzellkerns. Bei dieser letzten Theilung tritt eine Zellwand auf, durch welche zugleich die obere Ausstülpung des Embryosacks von diesem selbst getrennt wird (Taf. XIII Fig. 6). Die abgetrennten Tochterkerne wandern nun in den oberen Theil der

Ausstülpung. Sie nehmen zwar an Grösse ganz bedeutend zu, theilen sich aber nicht mehr.

Ein ähnliches Verhalten wie der obere Theil des Embryosacks zeigt auch der untere.

Kurz nach der Befruchtung sehen wir die Antipoden zu Grunde gehen. Dann beginnt auch hier der Embryosack eine Ausstülpung zu bilden, welche aber nicht so gross wird, wie diejenige am oberen Ende. Ferner werden auch hier zwei aus dem secundären Embryosackzellkern hervorgehende Kerne in die Ausstülpung getrieben. Auch diese wachsen bedeutend, theilen sich aber nicht mehr (Taf. XIII Fig. 6).

Die Zellkerne des oberen wie die des unteren Haustoriums gehen aus dem secundären Embryosackzellkern hervor und sind nicht als Synergiden oder Antipoden zu deuten.

Der Embryosack wird durch rasche Theilung des ursprünglichen Embryosackzellkerns und durch Zellwandbildung mit Endospermzellen erfüllt. Die Eizelle dagegen bleibt lange Zeit ungetheilt (Taf. XIII Fig. 8). Dieselbe theilt sich dann normal. Es wird ein Embryoträger gebildet und ein kugeliger (S. adnatum) oder ein eiförmiger (S. linearis Sw.) Embryo, der aber keine Anlage der Cotyledonen zeigt (Taf. XIII Fig. 10). Diese werden erst während der Keimung, die übrigens sehr lange dauert (4 Monate), ausgebildet. Sie sind nicht, wie von Scrobischewsky[1]) behauptet, von ungleicher Grösse, werden auch nicht nach einander angelegt, sondern sie entstehen gleichzeitig und sind fast gleich gross (Taf. XIII Fig. 11 u. 12).

Zu gleicher Zeit mit der Bildung des Embryos wird das Integument bis auf eine Zellschicht von den Tapetenzellen aufgezehrt.

Die übriggebliebenen Zellen des Integuments sklerosiren sehr frühzeitig und es bleibt nur eine kleine Stelle am unteren und oberen Ende von dieser Sklerosirung ausgeschlossen, möglicherweise um den Luftzutritt zu gestatten. Auch diese Stellen werden bei der Reife des Samens noch sklerosirt.

Zuletzt wird das Protoplasmanetz der beiden Haustorien in ein Cellulosegerüst[2]) verwandelt und im oberen Haustorium wird die ursprüngliche Mikropylöffnung durch einen Cellulosezapfen fest verschlossen (Taf. XIII Fig. 10).

---

[1]) Scrobischewsky, Wladislaus, Ref. in Just. Jahresbericht 1876 p. 439.

[2]) Schacht im Pr. Jahrb. 1863. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig 1867. Janse in Pringsheim's Jahrb. 1890. Berthold, Studien über Protop. Mechanik 1886, Cap. VIII. Tischler in Physikalisch-Oekonomische Gesellsch. Königsberg.

An dieser Stelle möge auch die biologisch interessante Thatsache Erwähnung finden, dass bei S. pilosum und besonders deutlich bei S. calcaratum Mycorrhiza zu beobachten war. Die Zellen der Wurzelrinde zeigten auf Schnitten gelbe Körper, welche sich bei Behandlung mit Kalilauge als Knäuel, gebildet aus Pilzfäden, erwiesen.

---

1. Bei Betrachtung der Epidermiszellen ist bemerkenswerth das Vorhandensein einer scheinbar mehrschichtigen Epidermis, welche jedoch durch Schiefstellung langgestreckter Epidermiszellen zu Stande kommt.

2. Weiter fallen eigenthümlich verdickte Zellen, Spicularzellen, auf, welche ich bei S. pilosum beobachtet habe.

3. Besondere Erwähnung verdient es, dass sich in den Wandungen der Epidermiszellen Hoftüpfel finden, welche bisher nur im wasserleitenden Theile der Gefässbündel resp. im Holz beobachtet wurden.

4. Es fanden sich bei allen Drüsenhaare mit mehrzelligen Köpfchen.

5. Von besonderem Interesse sind die Schleimhaare, welche sich durch die mehrmalige Erneuerung der Cuticula auszeichnen. Sie dienen zum Schutze der Stammknospe.

6. Die Spaltöffnungen besitzen eine Nebenzelle und ihr Vorkommen ist localisirt.

7. Stets sind sie zur Herabminderung der Transpiration durch eine Substanz unbekannter Zusammensetzung verstopft.

8. Eine scharfe Grenze zwischen Palissaden- und Schwammparenchym ist nicht vorhanden. Armpalissaden sind bei sämmtlichen Arten constant.

9. Verdickt und deshalb getüpfelt ist das Assimilationsgewebe bei S. pilosum und S. reduplicatum.

10. Als Inhaltskörper fanden sich constant Inulin, Tannin. Bei einigen ist Calciumoxalat nachgewiesen.

11. Mechanische Gewebe und Stranggewebe sind stets enge mit einander verbunden, da ersteres nur in Begleitung des letzteren auftritt.

12. Der Verlauf des Stranggewebes ist ein sehr unregelmässiger.

13. Auch die Bildung der einzelnen Gefässbündel ist nicht normal.

14. Niemals kommt es zur Bildung von Cambium zwischen Gefässen und Siebröhren.

15. Ein meristematischer Ring ausserhalb der erst angelegten Gefässbündel erzeugt niemals Gefässe, sondern nur Sklerenchym.

16. Nach der Befruchtung entstehen am Embryosack zwei grosse Haustorien, welche beide zwei Kerne enthalten, die durch Theilung des Embryosackzellkern entstanden sind.

17. In dem bei der Mikropyle liegenden Haustorium verwandelt sich das Protoplasma in ein Cellulosegerüst.

18. Der Embryo ist ungegliedert. Erst während der Keimung werden die Cotyledonen angelegt.

19. Die Blätter sind sehr verschieden gestaltet und in dieser Gestalt offenbart sich deutlich ein Angepasstsein an die Standortsverhältnisse.

20. Die Bewegungserscheinung des Gynostemiums der Stylidiaceenarten findet seine Erklärung durch ein ungleichseitiges Wachsthum und eine Hemmung desselben.

21. Mycorrhiza wurde bei zwei Arten beobachtet.

Erklärung der Tafeln.

Tafel XIII[1].

Fig. 1. Embryosack mit Integument kurz vor der Befruchtung.
Fig. 2. Querschnitt durch den oberen Theil des Embryosacks. Die Synergiden sind im Protoplasma eingebettet.
Fig. 3. Embryosack nach der Befruchtung. E Eizelle. Der secundäre Embryosackzellkern hat sich getheilt.
Fig. 4. Embryosack nach der zweiten Theilung des secundären Embryosackzellkerns. P Pollenschlauch. E Eizelle.
Fig. 5. Haustorium des Antipodenendes.
Fig. 6. Embryosack mit der ersten Zellwand. Zwei Kerne gingen in das Haustorium.
Fig. 7. Oberes Haustorium mit zwei grossen Kernen und der Eizelle E.
Fig. 8. Längsschnitte eines Samens von S. graminifolium. Der Embryosack zeigt zwei Haustorien.
Fig. 9. Unteres Haustorium von S. adnatum.
Fig. 10. Längsschnitt durch den oberen Theil eines Samens von S. adnatum. T Tapetum, K Zellulosezapfen, C Netzwerk aus Cellulose.
Fig. 11. Junger Embryo von S. adnatum von oben.
Fig. 12. Cotyledonen von S. adnatum.

Tafel XIV.

Fig. 13. Blüthe von S. calcaratum von der Seite gesehen. Das Gynostemium, G, ist nach unten gebogen. L Labellum. S Sporen. A Auswüchse des Gynostemiums. N Narbe.
Fig. 14. Dieselbe mit dem Gynostemium oben.
Fig. 15. Dieselbe von oben gesehen. Das Gynostemium ist nach unten gebogen.
Fig. 16. Dieselbe von vorn. Man sieht, wie die Pollensäcke im Labellum liegen.
Fig. 17. Dieselbe nach Entfernung von einem Kelch-, einem Kronblatt und dem Labellum.
Fig. 18. Blüthe von S. adnatum mit Gynostemium nach oben.
Fig. 19. Dieselbe während der Bewegung des Gynostemiums. L Labellum.
Fig. 20. Dieselbe nach Entferung der Kelch- und Kronenblätter.
Fig. 21. Habitusbild eines Theils des Stengels von S. scandens.

---

[1] Fig. 1—7 sind von S. squamellosum.

Ueber Kerntheilung bei Spirogyra.

Dritter Beitrag zur Kenntniss der Karyokinese

von

C. van Wisselingh.

Hierzu Tafel XV.

Im December 1898 erschien in der botanischen Zeitung meine Arbeit über den Nucleolus von *Spirogyra.* Bei der Untersuchung dieses Körpers wurde eine neue Methode befolgt, nämlich Behandlung von fixirtem Material mit einer starken Chromsäurelösung. Diese Methode fand später ihre Anwendung, als ich bei *Fritillaria* und *Leucojum* die Karyokinese im Embryosack und Nucellargewebe studirte.[1]. Sie wurde damals einer sorgfältigen Controlle unterworfen.[2] Abermals gelangte ich dabei zur Ueberzeugung, dass nebst den üblichen Untersuchungsmethoden, bei welchen Fixiren, Färben und das Mikrotom ihre Anwendung finden, auch diejenigen, bei welchen allmähliche Auflösung eine Hauptrolle spielt, angewandt zu werden verdienen.[3]

Die von mir bei *Spirogyra crassa* erhaltenen Resultate waren sehr im Streit mit den Ansichten einiger Untersucher und zu einem grossen Theil waren sie neu. Auf manche Frage gaben sie eine Antwort, aber auch neue Fragen wurden aufgeworfen. Deswegen hoffte ich, meine karyokinetischen Untersuchungen bei *Spirogyra* später fortsetzen zu können, wozu ich im Stande war, als ich im November 1898 in einem Graben bei Steenwijk zwischen dem Städtchen und dem Bahnhofe zwei Arten der Gattung *Spirogyra* fand, die sich für eine Untersuchung geeignet zeigten. Bei beiden habe ich die Karyokinese studirt.

Ich halte es nicht für nothwendig, hier die Resultate zu erwähnen, zu welchen verschiedene Untersucher hinsichtlich der Karyokinese bei *Spirogyra* gekommen sind. Es genügt, dass ich auf meine Abhandlung über den Nucleolus von *Spirogyra* verweise. Die Resultate von Strasburger, Macfarlane, Flemming, Tangl, Zacharias, Meunier, Behrens, Degagny, Moll und Mitzkewitsch finden in oben genannter Arbeit Erwähnung.[1]) Die des letztgenannten Untersuchers werden in einer Nachschrift besprochen.[2]) Meine eigenen Resultate sind in 24 Sätze zusammengefasst.[3])

---

[1] Ueber das Kerngerüst. Botan. Ztg. 57. Jahrg. 1899, II. Abth. pag. 155.

[2] l. c. pag. 156 u. 157.

[3] l. c. pag. 155 u. 156.

Hinsichtlich meiner Untersuchungsmethode bemerke ich, dass ich jetzt die Kerne mit einer 40proc. Chromsäurelösung behandelte. Weil die Kerne der jetzt untersuchten Spirogyren etwas kleiner und zarter sind als die von *Spirogyra crassa,* gab ich einer 40proc. Lösung den Vorzug über eine 50proc., wie sie früher gewöhnlich von mir angewandt wurde.[4]) Als Fixirmittel benutzte ich wieder das Flemming'sche Gemisch[5]) und als Farbmittel wieder eine mit Essigsäure angesäuerte Lösung von Brillantblau extra grünlich.[6]) Diese Lösung wurde hinzugefügt, wenn die Chromsäure hinreichend auf die Kerne eingewirkt hatte und darauf durch Wasser entfernt war.

Material.

Nachdem ich mehrere systematische Werke[7]) nachgeschlagen hatte, gelangte ich zum Resultate, dass eine der zwei von mir untersuchten *Spirogyren* grosse Uebereinstimmung zeigte mit der Art, die man *Spirogyra setiformis (Roth.) Kg.* genannt hatte. Ich werde dieselbe desshalb *setiformis* nennen. Was die andere Art angeht, bemerke ich, dass in den citirten Werken keine *Spirogyra* beschrieben ist, welche mit der von mir untersuchten übereinstimmt. Ich muss ihr desshalb einen neuen Namen geben und weil ich fand, dass die Karyokinese auf dreierlei Weise stattfinden kann, werde ich sie *Spirogyra triformis* nennen.

Der eigentlichen Untersuchung will ich eine kurze Beschreibung der zwei untersuchten Arten vorhergehen lassen.

Spirogyra triformis n. sp.

Die Fäden sind hellgrün. Ihre Dicke beträgt 105—135 μ. Bei den Querwänden und zwischen denselben sind sie gleich dick. Die

---

1) Ueber den Nucleolus von Spirogyra, pag. 195 u. ff.

2) l. c. pag. 225.

3) l. c. pag. 220 u. ff.

4) l. c. pag. 199.

5) l. c.

6) l. c.

7) De Toni, Sylloge Algarum, 1889. — M. C. Cooke, Introduction to fresh-water Algae, 1890. — M. C. Cooke, British Fresh-water Algae, 1882—1884. — Wolle, Fresh-water Algae of the united states, 1887. — Rabenhorst, Kryptogamen-Flora, 1863. — Kützing, Species Algarum, 1849. — Kützing, Tabulae Phycologicae, V. Band, 1855.

Länge der Zellen ist sehr verschieden; bei den von mir gemessenen Zellen wechselte sie ab von 45—260 μ. Die Zellwand ist dünn. Die Chlorophyllbänder sind hellgrün. Ihre Anzahl beträgt etwa 10. Sie bilden weite Spiralen. Mit der Zellachse machen sie einen Winkel von ungefähr 45°. Die Pyrenoiden sind nicht sehr entwickelt. Der Zellkern ist leicht wahrzunehmen. Derselbe ist platt und enthält einen oder zwei Nucleolen. Die Zellen der Zygosporen sind nicht gedunsen. Die Zygosporen selbst sind oval und haben stumpfe Spitzen. Sie sind 80—120 μ dick und 120—180 μ lang. Ihre Membran ist glatt.

Nicht allein, was die Dicke der Fäden anbetrifft, sondern auch noch in anderen Hinsichten zeigt die hellgrüne Art Verschiedenheiten. Die Farbe der Fäden ist bisweilen etwas dunkler und die Kerne können dicker sein; wie bei *Spirogyra crassa* ist die Karyokinese sehr verschieden. Die Verschiedenheiten kamen mir jedoch nicht wichtig genug vor, um die Fäden zu mehr als einer Species zu rechnen.

Spirogyra triformis steht der *Spirogyra polytaeniata* von Strasburger[1]) sehr nahe, unterscheidet sich aber von derselben durch die geringere Dicke der Fäden und durch die kleinere Zahl der Chlorophyllbänder.

Spirogyra setiformis (Roth.) Kg.

Die Fäden sind dunkelgrün; sie sind 116—128 μ dick; die Länge der Zellen beträgt meistens 80—120 μ; bisweilen kommen auch längere Zellen vor, u. a. von 200 μ. Die Zellwand ist ziemlich dick. Bei den Querwänden ragt sie ein wenig nach aussen hervor. Die Fäden sind da also etwas dicker. Die Chlorophyllbänder sind dunkelgrün und zeigen gewöhnlich in der Mitte einen Streifen. Ihre Anzahl beträgt vier oder fünf. Die Spiralen, welche sie bilden, sind einander sehr genähert. Der Winkel, den sie mit der Zellachse machen, ist viel grösser als bei *Spirogyra triformis*. Die Pyrenoiden sind mehr entwickelt als bei *Spirogyra triformis*. Der Zellkern ist im lebenden Faden kaum wahrnehmbar. Derselbe ist kugelförmig und enthält meist einen Nucleolus. Die Zellen der Zygosporen sind kaum gedunsen. Die Zygosporen selbst sind oval mit stumpfen Spitzen. Sie sind ungefähr 80—85 μ dick und 120 bis 160 μ lang. Ihre Membran ist glatt.

Zwischen den Fäden von *Spirogyra setiformis* kommen bisweilen solche vor, die heller grün und dünner sind (95—100 μ), längere Zellen mit weiteren Spiralen haben und bei denen der kugelförmige Kern

---

1) Ueber Kern- und Zelltheilung, pag. 3 u. ff.

leicht wahrzunehmen ist, übrigens jedoch die oben erwähnten Merkmale zeigen. Gewiss gehören diese Fäden zu derselben Species. In dieser Meinung wurde ich durch Beobachtungen bei den dunkelgrünen Fäden gestärkt. Wenn die letzteren sich unter weniger günstigen Umständen befunden haben, als Nahrungsmangel und geringe Beleuchtung, zeigen sie oft eine grosse Uebereinstimmung mit den dünneren in der Natur vorkommenden Fäden. Die Zellen sind länger (bis 700 zu 740 μ), die Spiralen weiter und die Fäden selbst etwas dünner geworden. Als ich derartige Fäden wieder unter günstige Umstände brachte, fanden viele Zelltheilungen statt und nach einigen Tagen hatten die Zellen mehr oder weniger wieder ihr natürliches Aussehen zurückerhalten.

Schliesslich muss ich noch bemerken, dass die Uebereinstimmung der von mir untersuchten *Spirogyra* mit *Spirogyra setiformis* der Autoren nicht vollkommen ist. So hat die von mir untersuchte *Spirogyra* eine Dicke von 95 bis 128 μ, während für *Spirogyra setiformis* 90 bis 112 μ angegeben wird. Es ist zu bedauern, dass in den systematischen Werken bezüglich des Geschlechts *Spirogyra* bisweilen wenig constanten Merkmalen, wie z. B. der Länge der Zellen, grosser Werth beigelegt wird, während viel mehr constante, wie die Form des Kernes und die Dicke der Zellwand, nicht erwähnt werden. Die genannten Werke sind, was *Spirogyra* anbetrifft, auch nicht immer vollkommen mit einander in Uebereinstimmung. Die Zygosporen von *Spirogyra setiformis* z. B. heissen bald kugelrund, bald elliptisch.

Der ruhende Kern.

Bei *Spirogyra triformis* ist der Kern platt. Seine Form ist auf dem Längsschnitte nicht immer dieselbe. Wie bei *Spirogyra crassa*[1]) kann man platte und weniger platte Kerne unterscheiden. Auf dem Querschnitte gesehen, sind die Kerne nicht rund, sondern mehr oder weniger unregelmässig. Bei *Spirogyra setiformis* sind die Kerne gewöhnlich kugelförmig und nie platt. Durch das Fixiren kann die Form mehr oder weniger modificirt werden. Bei *Spirogyra triformis* können demzufolge die Kerne platter werden und bei *Spirogyra setiformis* verlieren sie bisweilen mehr oder weniger ihre kugelförmige Gestalt.

Hinsichtlich der Kernwandung habe ich nichts Besonderes zu erwähnen. Das Kerngerüst stimmt im Bau überein mit dem von *Spiro-*

---

1) l. c. pag. 200.

gyra crassa[1]) und scheint hier gleichfalls aus kleinen Körnern zusammengesetzt, die durch feine Fäden mit einander verbunden sind.

Die Nucleolen sind, ebenso wie bei *Spirogyra crassa*[2]), in Ein- oder Zweizahl im Kerne vorhanden; nie finden wir sie in grösserer Zahl. Bei vielen Fäden von *Spirogyra triformis* fand ich, dass die Kerne gewöhnlich einen Nucleolus besassen; bei anderen Fäden dagegen kamen auch viele Kerne mit zwei Nucleolen vor. Oft traf ich Kerne mit Zwergnucleolen[3]) an, nämlich Kerne mit einem grossen und einem sehr kleinen Nucleolus. Bei einigen Fäden zeigen alle Kerne mit zwei Nucleolen diese Erscheinung; bei anderen Fäden dagegen kommen zwischen Kernen mit einem Nucleolus Kerne mit Nucleolen gleicher und sehr ungleicher Grösse vor. Bei *Spirogyra setiformis* fand ich sehr selten einen Kern mit zwei Nucleolen, aber fast immer Kerne mit einem Nucleolus. Bei *Spirogyra triformis* sind die Nucleolen, auf dem Querschnitte gesehen, rund; auf dem Längsschnitte zeigen sie sich abgeplattet. Sie liegen stets mehr oder weniger in der Mitte des Kernes. Dann und wann finden wir einen Nucleolus abweichender Form, den wir als zwei mehr oder weniger verwachsene Nucleolen betrachten können. Bei *Spirogyra setiformis* ist der Nucleolus gross und befindet sich in der Mitte des Kerns, nie an der Kernwandung.

Bei den Nucleolen können wir eine Wand und einen Inhalt unterscheiden. Der wichtigste Inhaltsbestandtheil ist ein Fadenwerk. Bei *Spirogyra triformis* besteht, ebenso wie bei *Spirogyra crassa*[4]), aller Wahrscheinlichkeit nach dieses Fadenwerk aus einem oder zwei Fäden, Nucleolusfäden. Weil diese Fäden beim ruhenden Kern lang, dünn und vielfach gewunden sind, ist ihre Anzahl schwer zu bestimmen, aber das Studium anderer Entwickelungszustände zeigt, dass in jedem Kern zwei Nucleolusfäden vorkommen, beide in einem Nucleolus zusammen oder jeder in einem Nucleolus. Zwischen den Windungen der Nucleolusfäden finden wir feine Verbindungen. Die beiden Nucleolusfäden stehen, wenn sie in einem Nucleolus vorkommen, auch durch derartige Verbindungen im Zusammenhang. Nach Einwirkung von Chromsäure und Färbung mit Brillantblau extra grünlich sind die feinen Verbindungen zu beobachten, zumal bei den Entwickelungszuständen, bei welchen die Nucleolusfäden nicht viele Windungen

---

1) l. c. pag. 200 u. 201.

2) l. c. pag. 201.

3) l. c. pag. 202.

4) l. c. pag. 202 u. 203.

zeigen. Auch bei *Spirogyra crassa* kommen feine Verbindungen zwischen den Nucleolusfäden vor, aber in meiner ersten Abhandlung über *Spirogyra* habe ich dieselben nicht erwähnt.

Bei *Spirogyra setiformis* liegen auch Gründe vor, um die Existenz zweier Nucleolusfäden im ruhenden Kern anzunehmen, aber wir sind darüber mehr in Ungewissheit als bei *Spirogyra triformis* und *Spirogyra crassa*, da wir auch Entwickelungszustände antreffen, bei welchen mehrere Fadenstücke zu beobachten sind. Feine Verbindungen kommen auch bei *Spirogyra setiformis* zwischen den Nucleolusfäden vor.

Ausser dem Fadenwerk finden wir im Nucleolus eine Substanz, die den übrigen Raum ganz oder theilweise auffüllt. Im letzteren Fall kommen Höhlen im Inhalt vor. Bei *Spirogyra triformis* habe ich diese bisweilen beobachtet.

Der oben stehenden Beschreibung gemäss, zeigt das Fadenwerk des Nucleolus von *Spirogyra* in seinem Bau Uebereinstimmung mit dem Kerngerüste beim Embryosackbeleg von *Fritillaria* und *Leucojum*, wenn dieses vom ruhenden Zustand ins Knäuelstadium oder vom Knäuelstadium wieder in den ruhenden Zustand übergeht.[1]) In beiden Fällen kann man reden von Fäden, die durch feine Fädchen verbunden sind. Es zeigt sich wieder daraus, dass der Nucleolus von *Spirogyra* viele Aehnlichkeit mit einem Nucleus hat.

Verschiedene Formen der Karyokinese.

In meiner Arbeit über den Nucleolus von *Spirogyra* habe ich darauf hingewiesen, dass wir bei *Spirogyra crassa* zwei sehr verschiedene Formen der Karyokinese unterscheiden müssen, nämlich Karyokinese mit Segmentbildung und Karyokinese ohne solche.[2]) Bei *Spirogyra triformis* fand ich diese beiden Formen wieder. Bei der Segmentbildung kommen jedoch bedeutende Verschiedenheiten vor. Bei *Spirogyra crassa* machte ich darauf aufmerksam, dass die Anzahl der Segmente bei einigen Kernen bisweilen von der normalen Zahl 12 abweicht.[3]) Bei *Spirogyra triformis* aber fand ich sehr viele Fäden, bei denen immer sechs Segmente auftreten. Sie waren von den Fäden, bei welchen die Zahl 12 constant war, im Uebrigen nicht zu unterscheiden. Bei beiden waren die Kerne gewöhnlich etwas dicker als bei den Fäden, die Karyokinese ohne Segmentbildung zeigten.

---

1) Ueber das Kerngerüst, l. c. pag. 163 u. 164 u. 170.

2) l. c. pag. 203 u. 204.

3) l. c. pag. 210.

Bei *Spirogyra setiformis* traf ich ausschliesslich Karyokinese ohne Segmentbildung an. Der Process weicht in einigen Punkten von den übereinstimmenden Processen bei *Spirogyra crassa* und *Spirogyra triformis* ab.

Wenn ich Karyokinese ohne Segmentbildung fand, hatten die ruhenden Kerne meistens nur einen Nucleolus. War die Karyokinese mit Segmentbildung verbunden, so zeigten viele ruhende Kerne auch zwei Nucleolen.

Bei *Spirogyra crassa*[1]) fand ich unter den Fäden, die Segmentbildung zeigten, auch solche die copulirten. Die Frage, ob bei *Spirogyra* erst Karyokinese ohne Segmentbildung stattfand und nachher Karyokinese mit Segmentbildung und Copulation, musste ich unbeantwortet lassen. Ich kann sie jetzt in verneinendem Sinn beantworten, denn bei den jetzt untersuchten Arten fand ich auch Copulation bei Fäden, bei welchen die Karyokinese ohne Segmentbildung verlief.

Die Form der Karyokinese scheint für die Kerne eines nämlichen Fadens vollkommen constant zu sein und falls es zu Segmentbildung kommt, auch die Zahl der Segmente. Nie fand ich beide Formen der Karyokinese in demselben *Spirogyra*faden bei einander und ebenso wenig konnte ich Bildung von 6 und 12 Segmenten je in einem Faden zusammen beobachten.

Karyokinese mit Segmentbildung bei Spirogyra triformis.

a) Formänderung des Kernes.

Die Formänderung, welche die Kerne während der Karyokinese zeigen, ist nicht immer vollkommen dieselbe. Die Dickenzunahme ist im einen Falle viel bedeutender als im andern. Beim Anfange der Metakinese haben die Kerne oft eine mehr oder weniger kugelförmige Gestalt; bisweilen haben sie sich mehr oder weniger in der Richtung der Pole gestreckt; in anderen Fällen ist die Dickenzunahme viel geringer und die Kerne haben ihre platte Form mehr oder weniger beibehalten. Derartige Verschiedenheiten fand ich sowohl bei Kernen mit sechs Segmenten als bei solchen mit zwölf.

b) Segmentbildung.

Wie bei *Spirogyra crassa*[2]) ist bei *Spirogyra triformis* die Bildung von perlschnurförmigen Fäden als der Anfang des Kerntheilungsprocesses zu betrachten. Nach Strasburger[1]) entstehen bei *Spirogyra polytaeniata* zwölf solche Fäden und bei *Spirogyra crassa* kam ich zum Resultate, dass zwölf als die normale Zahl betrachtet werden muss. Bei *Spirogyra triformis* gelangte ich jedoch, wie gesagt, zu einem etwas anderen Ergebniss. In sehr vielen Fällen konnte ich feststellen, dass sich nur sechs perlschnurförmige Fäden bildeten, während in anderen Fällen die doppelte Zahl, nämlich zwölf, zur Entwickelung kam. Bei *Spirogyra crassa* gelangte ich zum Resultate, dass zehn perlschnurförmige Fäden aus dem Kerngerüste entstanden und die zwei übrigen aus dem Nucleolus oder aus den beiden Nucleolen; die ersteren nannte ich deshalb Kern- oder Nucleusschnüre und die letzteren Nucleolusschnüre. Bei *Spirogyra triformis* kam ich wie bei *Spirogyra crassa* zum Resultate, dass stets zwei perlschnurförmige Fäden ihren Ursprung aus dem Nucleolus oder den beiden Nucleolen nahmen, während die übrigen sich aus dem Kerngerüste entwickelten. Bei *Spirogyra triformis* kommen die Nucleolusschnüre also in Zweizahl vor und die Kern- oder Nucleusschnüre sind vier oder zehn an der Zahl.

---

[1]) l. c. pag. 200.

[2]) l. c. pag. 205 u. ff.

Die Entwickelung der perlschnurförmigen Fäden ist bei *Spirogyra triformis* und bei *Spirogyra crassa* sehr wenig verschieden. Deshalb werde ich hier den Process nicht ausführlich beschreiben. Wie bei *Spirogyra crassa* ist bei *Spirogyra triformis* ein Theil des Kerngerüstes nicht betheiligt bei der Bildung der Kernschnüre, sondern bildet feine Verbindungen zwischen denselben.

Hinsichtlich der Veränderungen, die der Nucleolus erfährt, bemerke ich, dass derselbe wie bei *Spirogyra crassa* oft eine abweichende Form erhält und eine oder mehrere hervorragende Spitzen bekommt. Die Nucleolusfäden verkürzen und verdicken sich. Nach Einwirkung von Chromsäure zeigt es sich, dass dieselben stets in Zweizahl in den Kernen vorkommen. Nach Färbung mit Brillantblau extra grünlich kann man deutlich feine Verbindungen zwischen den Nucleolusfäden beobachten. Weil die Kerne und alle ihre Theile etwas kleiner und zarter sind als bei *Spirogyra crassa*, konnte ich nicht wahrnehmen, ob die verdickten Nucleolusfäden mit inhaltserfüllten Schläuchen übereinstimmten. Das Austreten der Nucleolusschnüre findet jedoch auf dieselbe Weise statt wie bei *Spirogyra crassa*. Wenn man die Kerne mit Chromsäure behandelt, bekommt man vollkommen die nämlichen Bilder wie bei letztgenannter Species, wie aus den früher und jetzt

---

1) Ueber Kern- und Zelltheilung, pag. 8—11.

von mir verfertigten Figuren hervorgeht. Fig. 1 und 2 stellen Nucleus- und Nucleolusschnüre vor, mit Hilfe von Chromsäure isolirt. Die Nucleolusschnüre sind theilweise schon aus den Nucleolen gekommen. Während der Chromsäureeinwirkung zeigt es sich, dass der der Hülle entsprechende Theil länger Widerstand leistet als die perlschnurförmigen Fäden, während die Nucleoluswand sich früher löst. Fig. 3, 4 und 5 stellen ebenfalls Nucleus- und Nucleolusschnüre vor, aus Kernen mit sechs und zwölf Perlschnüren isolirt. Die Nucleolusschnüre stecken mit dem einen Ende noch in dem Reste der Hülle. Derselbe wird nach der Chromsäureeinwirkung, wie die Nucleolusfäden selbst, durch Brillantblau extra grünlich bald dunkelblau gefärbt und stärker als die perlschnurförmigen Fäden, so dass derselbe scharf hervortritt. In späteren karyokinetischen Zuständen zeigt es sich, dass auch der Rest der Hülle sich gelöst hat. Die perlschnurförmigen Fäden, die anfangs sehr lang sind, werden indessen immer kürzer, bis sie schliesslich nur einige Male länger als dick sind. Sie verlieren dabei ihr perlschnurartiges Aussehen und werden dann Segmente genannt. Während der Karyokinese löst die Nucleoluswand sich hier bald, indem bei *Spirogyra crassa* der leere Nucleolus oder Stücke der Wandung einige Zeit im Kerne wahrnehmbar bleiben um schliesslich auch im Kernplasma gelöst zu werden. Wie bei *Spirogyra crassa* wird auch bei *Spirogyra triformis* der Rest des Inhalts des Nucleolus bald im Kernplasma gelöst.

c) Die Kernplatte.

Aus dem Kerngerüste mit den sechs oder zwölf Segmenten entsteht im Kerne ein plattenförmiger Körper (Fig. 6), die Kernplatte oder Aequatorialplatte, der mit der Aequatorialebene des Kernes zusammenfällt. Die mehr oder weniger gebogenen Segmente liegen in der Kernplatte in geringer Entfernung von einander und sind durch den Rest des Kerngerüstes mit einander verbunden. Ihre gegenseitige Lage ist bei verschiedenen Kernplatten sehr ungleich. Viele Details, die man bei Behandlung mit Chromsäure beobachtet und die früher schon für *Spirogyra crassa*[1]) von mir beschrieben sind, übergehe ich mit Stillschweigen. Ich beschränke mich hier, auf eine Verschiedenheit zu weisen. Bei *Spirogyra crassa* konnte ich die Nucleus- und Nucleolussegmente leicht von einander unterscheiden. Aus dem einen Ende der Nucleolussegmente konnte ich nämlich bei *Spirogyra crassa* ein dünnes und kurzes, fadenförmiges Körperchen isoliren. Dieses

---

[1]) l. c. pag. 209.

Ende war bisweilen verdünnt und während der Chromsäureeinwirkung wurde es stärker lichtbrechend. In sehr vielen Fällen konnte ich bei der Kernplatte die Stelle der oben genannten Körperchen, der sogenannten widerstandleistenden Fädchen, aus deren Hälften die Nucleolusfäden der Tochterkerne sich entwickeln, genau bestimmen, was ein specielles Studium über die Anzahl der Nucleolen veranlasste [1]. Bei *Spirogyra triformis* konnte ich bisweilen wohl ein Segment mit einem dünnen Ende wahrnehmen; von einer stärkeren Lichtbrechung war jedoch wenig zu sehen und das Isoliren fadenförmiger Körperchen misslang ganz und gar. Ich versuchte bessere Resultate dadurch zu erhalten, dass ich die *Spirogyra*fäden längere oder kürzere Zeit in dem Flemming'schen Gemisch verweilen liess und auch durch Modificirung der Stärke der Chromsäurelösung, aber alles umsonst. Das Misslingen dieser Versuche machte mich fürchten, dass es mir bei *Spirogyra triformis* nicht möglich sein werde zu beweisen, dass nach dem Theilungsprocesse aus dem einen Ende jeder Hälfte eines Nucleolussegments wieder ein Nucleolusfaden entstehe. Doch habe ich endlich feststellen können, dass auch in diesem wichtigen Punkte beide *Spirogyren* der Hauptsache nach übereinstimmen, wie ich unten zeigen werde.

d) Der Theilungsprocess.

Die Kernplatte theilt sich in der Richtung der Aequatorialebene in zwei gleiche Hälften, die sich von einander entfernen. Die Segmenthälften der auf diese Weise gebildeten Kernplattenhälften wachsen seitwärts aus und sind schliesslich so sehr mit einander und dem Reste des Kerngerüstes verschmolzen, dass man sie nicht mehr unterscheiden kann. Bei *Spirogyra triformis* ist es leichter die Spaltung der Segmente zu beobachten, als bei *Spirogyra crassa* [2]), weil die Segmenthälften gewöhnlich nicht so schnell mit einander verwachsen. Bei *Spirogyra crassa* fängt die Verwachsung bisweilen schon vor der Spaltung an; bei *Spirogyra triformis* erst später; bei letzterer gelang es mir mit Hülfe von Chromsäure mehrmals alle Segmenthälften noch von einander zu trennen, wenn die Kernplattenhälften sich schon bedeutend von einander entfernt hatten (Fig. 7).

Vor der Spaltung zeigen die Segmente einen Längsstreifen. Die Spaltung fängt bei allen Fäden gleichzeitig an. An der einen Stelle lösen die Segmenthälften sich aber etwas früher als an der anderen.

---

1) l. c. pag. 215 ff.

2) l. c. pag. 210 ff.

Bei zwei Segmenten scheinen die Hälften am einen Ende etwas länger mit einander verbunden zu bleiben als bei den anderen. Bei *Spirogyra crassa* dagegen bilden die Hälfte zweier Segmente, nämlich der Nucleolussegmente, an einem Ende ziemlich lange eine Verbindung zwischen den Kernplattenhälften. Bei *Spirogyra triformis* ist die Erscheinung wenig auffallend und löst sich die Verbindung bald.

Der Umstand, dass bei *Spirogyra triformis* die Segmenthälften nach der Spaltung noch lange für sich beobachtet werden können, lieferte für das Studium der Karyokinese einen grossen Vortheil. Es gelang mir nämlich, festzustellen, dass in jeder Kernplattenhälfte bei zwei Segmenthälften das eine Ende sich mehr und mehr von den anderen unterschied. Während der Chromsäurebehandlung ist dasselbe zumal durch stärkere Lichtbrechung gekennzeichnet. In vielen Fällen gelang es mir, bei den Kernplattenhälften genau die Stelle der beiden stärker lichtbrechenden Enden zu bestimmen. Es zeigte sich, dass dieselbe mit derjenigen der sogenannten widerstandleistenden Fädchen bei *Spirogyra crassa* übereinstimmte. Oft befinden sich nämlich eines oder beide am Rande der Platte. Aus der Untersuchung nachfolgender Entwickelungszustände geht hervor, dass die stärker lichtbrechenden Körperchen sich allmählich zu den Nucleolusfäden der Tochterkerne entwickeln. Im folgenden Abschnitt komme ich hierauf zurück.

Ebenso wie für *Spirogyra crassa* nehme ich also für *Spirogyra triformis* an, dass aus den Nucleolusfäden, die sich in einem oder zwei Nucleolen befinden, zwei der Segmente sich entwickeln, gleichgültig, ob deren Gesammtanzahl sechs oder zwölf beträgt; wie auch, dass nach der Spaltung aus den Hälften dieser zwei Segmente und zwar an einem Ende die Nucleolusfäden der Tochterkerne entstehen, welche Fäden eine Hauptrolle spielen bei der Bildung des Nucleolus oder der beiden Nucleolen. Diese Ansicht stützt sich auf die oben beschriebenen Untersuchungen; sie erklärt die Unveränderlichkeit der Anzahl der Nucleolusfäden, die stets in Zweizahl vorhanden sind und die Thatsache, dass deren Anzahl durch die Anzahl der Nucleolen nie übertroffen wird; sie ist vollkommen in Uebereinstimmung mit den bei *Spirogyra crassa* erhaltenen Resultaten.

e) Entwickelung der Kernplattenhälften.

Bei *Spirogyra triformis* findet die Entwickelung der Kernplattenhälften der Hauptsache nach auf dieselbe Weise statt wie bei *Spiro-*

gyra crassa[1]). Vieles braucht darum jetzt nicht ausführlich besprochen zu werden, so die Verschmelzung der Segmente (Fig. 8), die Umwandlung der fadenförmigen Körperchen der Nucleolussegmenthälften in kurze, dickere Körperchen (Fig. 8), welche wachsen und sich zu Nucleolusfäden entwickeln und die vorübergehende Anwesenheit perlschnurförmiger Fäden im Kerngerüste (Fig. 9). Allein ich werde ausführlicher berichten über die Substanz, die in der Form von unregelmässigen Massen und Ballen auftritt und über den Antheil, den dieselbe nimmt an der Bildung der Nucleolen.

In Fig. 9 sind die oben erwähnten Massen und Ballen dargestellt. Die Figur stellt zwei Tochterkerne vor. Die Kernwandung ist ganz und das Kerngerüst ist schon theilweise in der Chromsäure gelöst. Vom Kerngerüste sind die feinen, perschnurförmigen Fäden zurückgeblieben, deren Anzahl nicht zu bestimmen ist. Zwischen den Fäden liegen die Ballen und Massen. In denselben sind durch die Chromsäureeinwirkung die Körperchen wahrnehmbar geworden, welche sich zu Nucleolusfäden entwickeln.

In den Kernen beobachten wir erst unregelmässige Massen, später grössere und kleinere Ballen, die schliesslich verschwinden, während der Nucleolus oder die beiden Nucleolen bleiben. Letztere bekommen eine Stellung mehr oder weniger in der Mitte des Kernes. Ihre Anzahl hängt von dem Umstand ab, ob um beide Nucleolusfäden sich eine Wand bildet oder ob jeder Nucleolusfaden für sich von einer Wand umgeben wird.

Wie bei *Spirogyra crassa* erhielt ich den Eindruck, dass ein Theil der Substanz, die in der Form von unregelmässigen Massen und Ballen auftritt, bei der Bildung der Nucleolen betheiligt ist. Die Nucleoluswand schliesst mit den jungen Nucleolusfäden, wenn es noch kurze, ziemlich dicke Körperchen sind, einen Theil dieser Substanz ein (Fig. 10). Die Nucleolusfäden entwickeln sich in derselben zu zierlich gewundenen Fäden. Bei den ruhenden Kernen füllt die Substanz den Raum, welchen die Nucleolusfäden im Nucleolus übrig lassen, ganz auf, oder in den Nucleolen kommen Höhlen, sogenannte Vacuolen, vor. Bei *Spirogyra crassa* habe ich früher den Antheil, den die oben genannte Substanz an der Bildung der Nucleolen nimmt, nicht erwähnt. Ich thue es jetzt, da ich bei *Spirogyra triformis* wieder die nämlichen Beobachtungen machte und weil es sich ausserdem gezeigt hat, dass die Erscheinung von grösserer Bedeutung ist, als ich erst vermuthete. Nachher komme ich auf diesen Punkt zurück.

---

[1] l. c. pag. 212 u. 213.

Karyokinese ohne Segmentbildung.

I. *Spirogyra triformis.*

a) Formänderung des Kernes.

Bei der Karyokinese ohne Segmentbildung wird der Kern bedeutend dicker. Für diese Karyokineseform ist kennzeichnend, dass der Kern an den Polen einige Zeit eingedrückt ist und während der Metakinese eine Tonnenform zeigt.

b) Veränderung des Nucleolus.

Die zwei Nucleolusfäden, welche sich gewöhnlich in einem Nucleolus befinden, werden kürzer und dicker. Mit Hilfe von Chromsäure und Brillantblau extra grünlich kann man wahrnehmen, dass feine Verbindungen zwischen den Windungen der Nucleolusfäden vorkommen. Durch solche Verbindungen sind auch die beiden Nucleolusfäden mit einander vereinigt, nämlich wenn dieselben sich in einem Nucleolus befinden. Der Nucleolus bekommt eine unregelmässige Form (Fig. 11). Die Wand derselben löst sich bald im Kernplasma; dasselbe gilt von der Substanz, die sich neben den Nucleolusfäden im Nucleolus befindet. Demzufolge gerathen die beiden Nucleolusfäden in das Kernplasma, wo sie einer bedeutenden Veränderung unterworfen sind (Fig. 12). Das Ende ist, dass von denselben zwei dünne Fädchen zurückbleiben (Fig. 13).

Während der Nucleolus sich modificirt, bilden sich im Kerngerüste eine Anzahl kurze Körperchen.

Die oben erwähnten Resultate stimmen in der Hauptsache überein mit den bei *Spirogyra crassa* erhaltenen [1]). Nur sei bemerkt, dass die Nucleoluswand bei *Spirogyra triformis* sich früher löst.

c) Bildung der Kernplatte.

Das Kerngerüst bildet die Kernplatte. Zuerst sammelt es sich an der Peripherie und zwar in der Nähe des Aequators. Wenn man die Kerne in diesem Zustande mit Chromsäure behandelt, so bleibt das Gerüst in der Form eines Ringes zurück (Fig. 12). Nachher bildet sich die Kernplatte (Fig. 13), ein scheibenförmiger Körper gleichmässiger Dicke, der sich in der Aequatorialebene befindet. Die Reste der Nucleolusfäden werden mit dem Kerngerüst mitgeführt, so dass dieselben vorübergehend in die Nähe des Aequators gerathen (Fig. 12).

In der Kernplatte befinden sich die kurzen Körperchen, von denen oben schon die Rede war. Dieselben laufen quer durch die Kernplatte, also in die Richtung der Kernachse. Ihre Anzahl beträgt 30 bis 40. Durch feine Verbindungen sind sie mit einander vereinigt. Die beiden dünnen Fädchen, welche die Nucleolusfäden zurückgelassen haben, liegen in der Ebene, welche die Kernplatte in zwei gleiche runde Hälften zertheilt, und gewöhnlich mehr oder weniger in der Mitte derselben. Wenn man die Kerne mit Chromsäure behandelt, so bleibt schliesslich die Kernplatte zurück. Bei derselben lösen die feinen Verbindungen sich zuerst; demzufolge zerfällt sie in eine Anzahl Körperchen; die aus den Nucleolusfäden entstandenen Fädchen bleiben gewöhnlich am längsten wahrnehmbar.

---

[1]) l. c. pag. 128.

Was den Bau der Kernplatte betrifft, so bin ich bei *Spirogyra triformis* zu ungefähr den nämlichen Resultaten als früher bei *Spirogyra crassa* gelangt [1]). Viele Details, die man bei Behandlung mit Chromsäure beobachtet, habe ich desshalb nicht erwähnt. Die Fädchen, welche aus den Nucleolusfäden entstehen, leisten Chromsäure gegenüber nicht solchen Widerstand als bei *Spirogyra crassa*; die Benennung von Widerstand leistenden Fädchen ist desshalb bei *Spirogyra triformis* weniger passend.

d) Der Theilungsprocess.

Bezüglich des Theilungsprocesses gelangte ich zu ähnlichen Resultaten als bei *Spirogyra crassa* [2]). Die Kernplatte theilt sich in zwei gleiche runde Hälften. Die Fädchen, welche die Nucleolusfäden zurückgelassen haben, spalten sich der Länge nach. Ihre Hälften bleiben an einem Ende kurze Zeit mit einander verbunden, während die Kernplattenhälften auseinander weichen.

e) Entwickelung der Kernplattenhälften.

Die Entwickelung der Kernplattenhälften findet auf dieselbe Weise statt wie bei *Spirogyra crassa* [3]). Ich beschränke mich darum zu einer Bemerkung hinsichtlich des Nucleolus. Wie beim Studium der Karyokinese mit Segmentbildung gelangte ich auch jetzt zum Resultat, dass ein Theil der Substanz, welche bei den jungen Kernen in der Form unregelmässiger Massen und Ballen vorkommt, sich bei der Bildung des Nucleolus betheiligt. Die Hälften der aus den Nucleolusfäden entstandenen Fädchen entwickeln sich zu den Nucleolus-

---

1) l. c. pag. 219.

2) l. c. pag. 219.

3) l. c. pag. 219 u. 220.

fäden der Tochterkerne. Zuerst bilden dieselben kurze, dicke Körperchen. Gewöhnlich entsteht um beide eine Wand, die einen Theil der oben genannten Substanz einschliesst (Fig. 14), während der Rest dieser Substanz sich allmählich im Kernplasma löst. Die oben genannten Körperchen entwickeln sich innerhalb der Nucleoluswand zu zierlich gewundenen Fäden. Selten entstehen zwei Nucleolen.

II. *Spirogyra setiformis.*

a) Formänderung des Kernes.

Die Formänderung des Kernes ist derartig, dass man schon einigermaassen vermuthen kann, dass die Karyokinese ohne Segmentbildung stattfindet. Während der Metakinese haben die Kerne nämlich eine Tonnenform.

b) Veränderung des Nucleolus.

Bei *Spirogyra setiformis* kommt gewöhnlich nur ein Nucleolus vor, der bei der Karyokinese ganz zu verschwinden scheint. Das Studium der Aenderungen, denen derselbe unterworfen ist, ist in einigen Hinsichten sehr interessant, jedoch mit grossen Schwierigkeiten verbunden. Das Fadenwerk, das sich in dem Nucleolus befindet, wird modificirt; die Fäden verdicken sich. Der Nucleolus bekommt eine unregelmässige Gestalt, während seine Wand sich löst. Darauf gelangen die Nucleolusfäden in das Kernplasma. Gleichzeitig thut sich eine interessante Erscheinung vor. In dem Kern erscheinen nämlich viele grössere und kleinere Ballen (Fig. 17). Dieselben kommen auch aus dem Nucleolus. Die ausser dem Fadenwerk im Nucleolus sich befindende Substanz liefert diese Produkte. Die Ballen lösen sich allmählich ganz im Kernplasma. Die Nucleolusfäden scheinen dasselbe Schicksal zu erleiden. In sehr vielen Fällen konnte ich zwei Fäden unterscheiden (Fig. 15 u. 17), in anderen Fällen beobachtete ich mehrere Stücke (Fig. 16). Zwischen den verschiedenen Theilen des Fadenwerkes konnte ich oft feinere Verbindungen wahrnehmen. Die Nucleolusfäden und die Reste derselben leisten der Chromsäureeinwirkung länger Widerstand als die Ballen und das Kerngerüst (Fig. 15 u. 16). Bei der Untersuchung späterer Entwickelungszustände lassen die Nucleolusfäden geringere Reste zurück. Schliesslich sind nur noch einige kurze, fadenförmige Körperchen nachzuweisen, die sich durch grössere Widerstandsfähigkeit Chromsäure gegenüber vom Kerngerüste unterscheiden. Bei der Kernplatte kann man diese Körperchen noch wahrnehmen (Fig. 18). Obgleich dieselben den sogenannten widerstandleistenden Fädchen [1]) sehr ähnlich sind, so darf man beide doch nicht als identisch betrachten. Die Anzahl der hier besprochenen Fädchen beträgt mehr als zwei und, wenn die Kernplatte sich theilt, gelingt es nicht mehr, sie nachzuweisen. Man darf also nicht annehmen, dass sie für die Tochterkerne Bedeutung haben.

Aus Obigem geht hervor, dass es mir bei *Spirogyra setiformis* mit Chromsäure nicht gelungen ist, nachzuweisen, dass aus dem Nucleolus Körperchen entstehen, welche sich theilen und die Nucleolusfäden der Tochterkerne hervorbringen. Daraus folgt jedoch nicht, dass solche Körperchen nicht vorhanden sein könnten. Aus dem Studium der oben beschriebenen Entwickelungszustände geht nicht deutlich hervor, dass zwei Nucleolusfäden vorliegen. Doch glaube ich annehmen zu müssen, dass ihre Anzahl zwei beträgt. Die beiden Fäden scheinen bei der Dissociation des Nucleolus früher oder später in mehrere Theile zu zerfallen. Bei den sich entwickelnden Tochterkernen sind unzweifelhaft zwei Nucleolusfäden vorhanden (Fig. 22 und 25). Die Zahl zwei stimmt auch mit der Thatsache, dass bei den ruhenden Kernen höchstens zwei Nucleolen vorkommen.

c) Die Kernplatte.

Das Kerngerüst zieht sich in der Aequatorialebene zusammen. Hierdurch entsteht die Kernplatte, ein scheibenförmiger Körper, gleichmässiger Dicke. Bei *Spirogyra setiformis* ist die Kernplatte ziemlich dick. Wenn man dieselbe in verticaler Lage betrachtet, so scheint sie fein gestreift und von der Fläche aus gesehen scheint sie fein getüpfelt zu sein (Fig. 18). Das kommt daher, weil sich im Gerüste zahlreiche längliche Körperchen gebildet haben, die quer in der Kernplatte liegen, also in der Richtung der Kernachse. Durch feine Verbindungen hängen dieselben mit einander zusammen. Wenn sie während der Chromsäureeinwirkung sich lösen, werden die oben erwähnten länglichen Körperchen frei. Dasselbe gilt von den fadenförmigen Körperchen, welche die Nucleolusfäden zurückgelassen haben, wie oben schon erwähnt. Der Chromsäureeinwirkung leisten letztgenannte Körperchen am längsten Widerstand. Wenn die Kernplatte sich theilt, sind sie nicht mehr nachzuweisen.

d) Der Theilungsprocess.

Die Kernplatte theilt sich in der Richtung der Aequatorialebene in zwei gleiche runde Hälften. Dieselben bleiben, während sie auseinander weichen, noch einige Zeit durch feine Verbindungen mit einander verbunden. Die länglichen Körperchen fügen sich indessen zusammen; hierdurch entstehen grössere längliche Körperchen. Ich konnte deren ungefähr zwölf unterscheiden. Sie befinden sich dicht beisammen und sind der Achse des Kernes parallel (Fig. 19). Nachher verschmelzen sie mit einander; die Kernplattenhälften sind dann zwei formlosen Klümpchen ähnlich.

---

[1]) Ueber den Nucleolus, l. c. pag. 208.

e) Entwickelung der Kernplattenhälften.

Bei den oben beschriebenen, Klümpchen ähnlichen Körpern trennt sich allmählich eine Substanz vom Kerngerüste. Mit Hülfe von Chromsäure gelingt es, Letzteres zuerst an der Peripherie zu unterscheiden; nachher kann man um dasselbe die Tochterkernwand beobachten. Die oben erwähnte Substanz sammelt sich im Centrum des Kernes; sie bildet anfangs eine unregelmässige Masse, die allmählich eine kugelförmige Gestalt annimmt. Diese Substanz ist identisch mit dem Stoff, der bei *Spirogyra crassa*[1]) und bei *Spirogyra triformis* in den jungen Kernen in der Form mehrerer Klumpen und Ballen erscheint.

Sehr interessant ist die Entwickelung der Nucleolusfäden. In den jüngsten Zuständen, welche ich wahrnehmen konnte, waren dieselben sehr feinen fadenförmigen Körperchen ähnlich, die nicht selten an der centralen Masse festsitzen (Fig. 20). Sie unterscheiden sich vom Kerngerüste durch grössere Widerstandsfähigkeit Chromsäure gegenüber. Allmählich wachsen sie und sie entwickeln sich zu kurzen, dicken Körperchen (Fig. 21, 22, 23 und 24). Man kann sich dann leicht davon überzeugen, dass in jedem Kerne immer zwei solche Körperchen vorhanden sind. Behandelt man die Kerne mit Chromsäure, so bleiben die beiden Körperchen und die centrale Masse zurück. Wäscht man alsdann die Chromsäure weg und fügt man Brillantblau extra grünlich hinzu, so werden die Körperchen dunkelblau und die centrale Masse hellblau gefärbt. Setzt man die Chromsäurebehandlung fort, so leisten die beiden Körperchen noch Widerstand, wenn die centrale Masse sich bis auf einige Körnchen gelöst hat. Die zwei oben erwähnten Körperchen und die centrale Masse sind also scharf von einander zu unterscheiden. Sie bilden zusammen den Nucleolus, was auf folgende Weise stattfindet. Die zwei Körperchen vereinigen sich früher oder später mit der centralen Masse; dieses findet statt, wenn sie noch sehr klein und fadenförmig sind oder erst, wenn sie bedeutend grösser und kurz und dick sind. Das eine Körperchen vereinigt sich oft eher

---

1) l. c. pag. 212, 213 und 220.

mit der centralen Masse als das andere. In derselben ändert sich ihr Aussehen (Fig. 25); an die Stelle kurzer, dicker Körperchen treten vielfach gewundene Fäden. Diese Fäden, die beiden Nucleolusfäden, kann man mit Hilfe von Chromsäure aus der centralen Masse absondern. Während ihrer weiteren Entwickelung verbreiten sie sich durch die ganze centrale Masse und verdicken sie sich. Um das Ganze bildet sich die Nucleoluswand.

Wenn man genau beobachtet, wie die Nucleolusfäden sich aus den oben erwähnten kurzen, dicken Körperchen entwickeln, so kommt man zur Hypothese, dass diese Körperchen nichts anderes als feine, zusammengewickelte Fäden sein können. Dasselbe meine ich annehmen zu müssen für die ähnlichen Körperchen bei *Spirogyra triformis* und bei *Spirogyra crassa*[1]), wo sie oft eine Zeit lang hufeisenförmig sind.

Bei *Spirogyra setiformis* kommen bisweilen zwei Nucleolen zur Entwickelung. Bezüglich der Entwickelungsgeschichte kann ich über diesen speciellen Fall keine Mittheilungen machen. Der Seltenheit wegen habe ich denselben nicht näher studirt.

Zwergnucleolen und Kerne mit einem Nucleolusfaden.

Bei *Spirogyra crassa* fand ich Zwergnucleolen nur in Fäden, bei welchen die Karyokinese mit Segmentbildung verbunden war. Ich vermuthete jedoch, dass sie auch in Fäden, in denen Karyokinese ohne Segmentbildung stattfand, vorkommen könnten[2]). Darum ist es bemerkenswerth, dass ich sie bei *Spirogyra triformis* grade bei letzteren Fäden oft fand. Bei vielen Fäden findet man in allen Kernen, bei welchen zwei Nucleolen vorhanden sind, einen Zwergnucleolus, aber es können auch Kerne mit einem Zwergnucleolus zwischen Kernen mit Nucleolen gleicher Grösse und mit einem Nucleolus bei dem nämlichen Faden vorkommen. Wenn der erste Fall sich ereignet, fand ich in den Theilungsstadien, wobei ich über die Grösse der Nucleolusfäden urtheilen konnte, den einen Nucleolusfaden immer grösser als den anderen. Wenn die Zwergnucleolen im Diameter halb so gross waren als ihre Gesellen, fand ich den einen Nucleolusfaden drei- bis viermal so lang als den anderen und dabei auch dicker.

Die Zwergnucleolen, welche ich bei *Spirogyra crassa*[3]) fand, waren oft so klein, dass sie der Wahrnehmung entgehen könnten.

---

1) l. c. pag. 213 und 220.

2) l. c. pag. 213.

3) l. c. pag. 202 und 203.

Solche Zwergnucleolen enthalten selbstverständlich einen sehr kleinen Nucleolusfaden. Nie aber begegnete ich Fäden, bei welchen der eine Nucleolusfaden ganz fehlte. Bei der Untersuchung von *Spirogyra triformis* kam dieser Fall einmal vor. Es war bei einem Faden mit Karyokinese mit Segmentbildung. Bezüglich der Anzahl der Segmente kann ich keine Angabe machen. Bei zwei Kernen, bei welchen die Karyokinese angefangen hatte, gelang es mir, nur einen grossen Nucleolusfaden aus dem Nucleolus zu isoliren und bei drei Paar jungen Kernen wurde gleichfalls nur ein Nucleolusfaden beobachtet. Diese Thatsachen liessen vermuthen, dass der *Spirogyra*faden keinen einzigen Kern mit zwei Nucleolen enthalten würde. Genau bestimmte ich bei allen Kernen die Anzahl der Nucleolen und ich kam dabei zum Resultat, dass meine Hypothese richtig war.

Resultate.

In meiner Arbeit über den Nucleolus von *Spirogyra* habe ich meine Resultate in 24 Sätze zusammengefasst[1]). Meine heutigen Untersuchungen führten zur Bestätigung meiner früheren Beobachtungen und Schlussfolgerungen. Dann und wann wurden auch neue Thatsachen entdeckt, die über die Natur einiger Sachen mehr Licht verbreiten, ohne in Streit zu sein mit dem früher Angenommenen. Bei der Zusammenfassung meiner Resultate werde ich mich auf die neu entdeckten Thatsachen und die daraus hergeleiteten Schlussfolgerungen beschränken.

Wie früher beobachtete ich auch jetzt Karyokinese mit Segmentbildung und Karyokinese ohne dieselbe. Im ersteren Falle zeigte es sich, dass die normale Anzahl der Segmente nicht immer zwölf war; bei sehr vielen Fäden von *Spirogyra triformis* beobachtete ich ohne Ausnahme sechs Segmente. Wie bei der Bildung von zwölf Segmenten entstehen zwei derselben aus dem Nucleolus oder aus den beiden Nucleolen, während die übrigen sich aus dem Kerngerüst entwickeln. Falls sechs Segmente entstehen findet die Karyokinese übrigens auf dieselbe Weise statt wie bei Bildung von zwölf Segmenten.

Es ist gewiss höchst merkwürdig, dass bei *Spirogyra* die Karyokinese unter so verschiedenen Formen sich darbietet. Bemerkenswerth ist es auch, dass alle Kerne eines nämlichen Fadens dieselbe Karyokineseform zeigen und, wenn es zur Segmentbildung kommt, auch dieselbe Segmentzahl. Es liegen hier also Erscheinungen vor, welche

---

1) l. c. 220 u. ff.

von den Mutterkernen auf die Tochterkerne übergehen. Die von mir erhaltenen Resultate zeigen, dass man den Segmenten ein grosses Maass von Individualität zuerkennen muss. Wenn auch ein Faden aus vielen Hunderten von Zellen zusammengesetzt war, immer fand ich bei den in Theilung begriffenen Kernen die nämliche Zahl der Segmente. Bezüglich der Individualität der Segmente bemerke ich, dass bei den ruhenden Kernen directe Wahrnehmung uns nichts lehrt. Was die Zahl der Nucleolussegmente, nämlich zwei, anbetrifft, so gibt es zwar Gründe, anzunehmen, dass beim ruhenden Kern die Nucleolusfäden, aus welchen die genannten Segmente entstehen, auch in Zweizahl vorhanden sind. Beim Kerngerüste, das die vier oder zehn Nucleussegmente hervorbringt, kann man aber gar keine Fäden unterscheiden. Die Frage, ob dasselbe aus gleichvielen Portionen zusammengesetzt ist, wie Nucleussegmente entstehen, muss dahingestellt werden. Inwiefern die Copulation Einfluss auf die Karyokineseform und die Segmentzahl übt, habe ich nicht studirt, aber es würde gewiss die Mühe lohnen, diesen Gegenstand näher zu untersuchen.

In meiner Arbeit über den Nucleolus von *Spirogyra* habe ich gesagt, dass man bei demselben eine Wand und einen Inhalt unterscheiden muss, und dass der Inhalt aus einem Fadenwerk und aus einer Substanz besteht, welche den Rest des Raumes ganz oder theilweise ausfüllt. Das Fadenwerk ist aus einem vielfach gewundenen Faden zusammengesetzt, wenn der Kern zwei Nucleolen enthält und aus zwei solchen Fäden (Nucleolusfäden), wenn nur ein Nucleolus vorhanden ist. Zwischen dem Faden oder den beiden Fäden kommen feine Verbindungen vor, die ich in meiner oben genannten Arbeit nicht erwähnt habe. Das Fadenwerk des Nucleolus kann man einigermaassen vergleichen mit den Knäuelstadien des Kerngerüstes im protoplasmatischen Wandbelege des Embryosackes von *Fritillaria* und *Leucojum*[1]. In beiden Fällen findet man nämlich Fäden und feine Verbindungen dazwischen.

Ueber die Substanz, die nebst dem Fadenwerk im Nucleolus vorkommt, bemerke ich, dass ich mich damals über ihren Ursprung nicht ausgelassen habe, und dass derselbe jetzt zumal durch die Untersuchungen bei *Spirogyra setiformis* entdeckt worden ist. In den jungen Kernen erscheint bei *Spirogyra* eine Substanz, die einen oder mehrere unregelmässige Massen oder Ballen bildet. Diese Substanz nimmt Theil an der Bildung der Nucleolen. Bei *Spirogyra setiformis* bildet sie in der Mitte des Kernes einen grossen Ballen; die Nucleolusfäden vereinigen sich mit demselben und entwickeln sich in demselben weiter, während um das Ganze sich eine Wand bildet. Bei *Spirogyra crassa* und bei *Spirogyra triformis* nimmt nur ein Theil der oben erwähnten Substanz an der Bildung der Nucleolen theil; der Rest bildet Ballen, die sich allmählich im Kernplasma lösen. Im ruhenden Kern kommen desshalb keine Ballen vor. Wenn die Karyokinese sich später wiederholt, vereinigt der Inhalt des Nucleolus sich wieder mit dem des Nucleus. Während die Nucleolusfäden bedeutenden Veränderungen unterworfen sind, lösen die Nucleoluswand und der Rest des Inhalts, nämlich die oben besprochene Substanz, sich im Kernplasma. Bei *Spirogyra setiformis* verbreitet diese Substanz sich im Kern und bildet in demselben viele grössere und kleinere Ballen, die sich allmählich im Kernplasma lösen. Bei *Spirogyra crassa* und bei *Spirogyra triformis* dagegen beobachtet man keine Ballen im Kernplasma. Die Substanz, die sich nebst dem Fadenwerk im Nucleolus befindet, hat sich bald gelöst. Sie kommt bei genannten Species in nicht so grosser Quantität in den Nucleolen vor, wie bei *Spirogyra setiformis*, die einen grösseren Nucleolus hat. Ich muss dabei bemerken, dass bei *Spirogyra crassa* und bei *Spirogyra triformis* die Auflösung einer grossen Quantität der oben erwähnten Substanz eigentlich viel früher stattfindet als bei *Spirogyra setiformis*; ein grosser Theil derselben ist nämlich nicht betheiligt bei der Bildung der Nucleolen und löst sich schon, bevor die Kerne sich im Ruhezustande befinden. Es scheint, dass Degagny[1]) bei *Spirogyra setiformis* dieselbe Erscheinung beobachtet hat wie ich. Er erwähnt nämlich, dass der Nucleolus vor seinem Verschwinden zahlreiche Ballen ausstösst.

---

[1] l. c. pag. 163, 164 u. 170.

Wenn ich die Bildung formloser Massen und Ballen in den jungen Kernen von *Spirogyra* und das Erscheinen der Kernkörperchen in den Kernen des Embryosackbeleges von *Fritillaria* und *Leucojum*[2]) mit einander vergleiche, so kommt es mir vor, beide Processe seien vollkommen identisch. In beiden Fällen scheinen mehr oder weniger flüssige Produkte vorzuliegen, welche unter dem Einfluss des sich

---

1) Ch. Degagny, Sur les matières formées par le nucléole chez le Spirogyra setiformis etc. Comptes rendus, 1893, pag. 269; Sur la morphologie du noyau cell. chez les Spirogyras etc. Comptes rendus, 1893, pag. 536; Sur la concordance des phénomènes de la division du noyau cell. chez les Lis et chez les Spirogyras etc. Comptes rendus, 1893, pag. 1397.

2) l. c. pag. 161.

entwickelnden Gerüstes entstehen oder durch dasselbe abgesondert werden. Bei *Fritillaria* und *Leucojum* beobachtete ich nämlich ihre Bildung nicht allein bei normalen Kernen, sondern auch bei den von mir beschriebenen Beikernen[1]. Die Thatsache, dass später das Schicksal der gebildeten Produkte bei *Spirogyra* nicht dasselbe ist wie bei *Fritillaria* und *Leucojum*, kann nicht gelten für ein Argument gegen ihre Identität.

Etwas ähnliches findet man bei Vergleichung der Nucleolen von *Spirogyra* mit den Kernen des Embryosackbeleges von *Fritillaria* und *Leucojum*. Wenn bei *Leucojum* die Kernwand verloren geht, gerathen die Kernkörperchen in das die Kerne umgebende Plasma und sie zerfallen in kleinere Ballen, die sich allmählich lösen. Diese Erscheinung kann man vergleichen mit derjenigen, welche man bei *Spirogyra setiformis* beobachtet, wenn die Nucleoluswand sich löst, nämlich mit dem Austreten von Ballen, welche sich lösen. Meiner Ansicht nach müssen diese Ballen den Kernkörperchen im Embryosackbelege gleichgestellt werden. Wenn bei *Fritillaria* die Kernwand verloren geht, lösen die Kernkörperchen sich ebenfalls, aber ein Austreten derselben lässt sich nicht beobachten, ebenso wenig als bei den beiden anderen *Spirogyren* Ballen aus dem Nucleolus zum Vorschein kommen.

In meiner Arbeit über das Kerngerüst habe ich schon die Aufmerksamkeit darauf gerichtet, dass die Nucleolen der *Spirogyren* und solche, wie sie bei *Fritillaria* und *Leucojum* im Embryosackbelege vorkommen, von einander sehr verschieden sind[2]. Der Namen Nucleolus würde für erstgenannte, die man mit kleinen Kernen vergleichen kann, geeignet sein, wäre es nicht, dass derselbe schon allgemein für letztgenannte benützt wurde, welche ich dagegen am liebsten Kernkörperchen nennen würde. Wenn meine Ansichten von beiden sich richtig erweisen, dann sind die Nucleolen von *Spirogyra* äquivalent mit gewöhnlichen Nucleolen oder Kernkörperchen + Nucleolusfäden + Nucleoluswand, dann sind die Ballen, die bei *Spirogyra crassa* und bei *Spirogyra triformis* in jungen Kernen vorkommen und sich lösen, bevor die Kerne sich im Ruhezustande befinden, als gewöhnliche Nucleolen zu betrachten und müssen die Ballen, die bei *Spirogyra setiformis* während der Karyokinese aus dem Nucleolus kommen und sich im Kernplasma lösen ebenfalls gewöhnlichen Nucleolen gleichgestellt werden.

Steenwijk, Juni 1900.

---

[1] l. c. pag. 172.
[2] l. c. pag. 156.

Figuren-Erklärung.

Die Figuren sind bei einer 440maligen Vergrösserung gezeichnet (Objectiv D und Ocular 4 von Zeiss), ausgenommen die Fig. 15 und 16, welche 660 mal vergrössert sind. Alle Figuren sind nach Präparaten gezeichnet, welche während längerer oder kürzerer Zeit mit einer 40proc. Chromsäurelösung behandelt waren.

Karyokinese mit Segmentbildung.

Spirogyra triformis n. s.

Fig. 1. Nucleolus mit zwei Nucleolusschnüren und vier Kernschnüren.
Fig. 2. Wie oben, aber mit zwei Nucleolen.
Fig 3. Zwei Nucleolusschnüre und vier Kernschnüre.
Fig. 4. Wie oben.
Fig. 5. Zwei Nucleolusschnüre und zehn Kernschnüre.
Fig. 6. Kernplatte mit sechs Segmenten.
Fig. 7. Zwölf Segmenthälften aus einer Kernplattenhälfte; zwei mit stärker lichtbrechenden Enden.
Fig. 8. Kernplattenhälfte mit sich entwickelnden Nucleolusfäden.
Fig. 9. Unregelmässige Massen und Ballen, Nucleolusfäden und perlschnurförmige Fäden aus zwei jungen Schwesterkernen.
Fig. 10 Nucleolen in Entwickelung.

Karyokinese ohne Segmentbildung.

Spirogyra triformis n. s.

Fig. 11. Kerngerüst mit modificirtem Nucleolus.
Fig. 12. Kerngerüst einen Ring bildend.
Fig. 13. Kernplatte.
Fig. 14. Junge Nucleolen.

Spirogyra setiformis (Roth.) Kg.

Fig. 15. Reste des Fadenwerks aus dem Nucleolus.
Fig. 16. Wie oben.
Fig. 17. Kern mit Ballen und Resten des Fadenwerks aus dem Nucleolus.
Fig. 18. Kernplatte.
Fig. 19. Kernplattenhälften.
Fig. 20–25. Entwicklung des Nucleolus. Centrale Masse und die beiden Nucleolusfäden von zwei sich entwickelnden Schwesterkernen; in Fig. 23 und 24 ist ausserdem die Kernwand gezeichnet.

Ueber mehrkernige Spirogyrazellen.

Von

C. van Wisselingh.

Versuche von Gerassimoff[1]).

Bisweilen beobachtet man bei *Spirogyra* eine kernlose Zelle und neben derselben eine oder mehrere Zellen mit zwei Kernen, die auf dem Querschnitte des Fadens einander diametral gegenüber stehen. Dann und wann kann man auch eine zweikernige Zelle wahrnehmen, die nicht von einer kernlosen Zelle begleitet wird und in welcher die Kerne einander nicht diametral gegenüber stehen, sondern in einiger Entfernung von einander sich in der Längsachse befinden[2]).

Gerassimoff[3]) ist es gelungen, die erste Erscheinung künstlich zum Vorschein zu bringen. In Theilung begriffene *Spirogyra*zellen setzte er während einiger Minuten niederer Temperatur aus. Hierdurch wird die Karyokinese gehemmt. Die Resultate, welche man erhält, sind abhängig von den Phasen, in welchen die Kerne sich beim Anfange des Versuches befinden. Wenn ein Kern sich im Spindelstadium befindet, können aus demselben eine zweikernige und eine kernlose Zelle entstehen. Bisweilen wird aber auch die Querwand in ihrer Entwickelung gestört und man erhält dann zwei communicirende Zellen. Auch können Ausstülpungen und unregelmässige Verdickungen auf der Querwand zur Entwickelung kommen. Aus anderen Theilungsstadien gehen Kerne hervor, die man als zusammengesetzte betrachten kann. Gerassimoff[4]) richtet die Aufmerksamkeit auf die Uebereinstimmung zwischen den Formen dieser zusammengesetzten Kerne und den Figuren der directen Kerntheilung, welche Schmitz, Treub, Hegelmaier, Strasburger und Johow beschrieben und abgebildet haben. Hierzu bemerke ich, dass ich, was die directe Kerntheilung angeht, bei dem Embryosackbelege von Fritillaria und Leucojum zu ganz anderen Resultaten gelangt bin als vorige Untersucher[5]). Bei den genannten Objecten kann nicht

---

1) Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten, Bulletin de la Société des naturalistes de Moscou, 1892 pag. 109.

2) Vergl. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, 1880 pag. 183 u. 184.

3) l. c. pag. 111 ff.

4) l. c. pag. 113 und 114.

5) Ueber das Kerngerüst, Botan. Ztg. 1899 pag. 171 ff.

von einer directen Kerntheilung die Rede sein, sondern wohl von einer unvollkommenen Karyokinese. Diese Ansicht stimmt überein mit der von Gerassimoff, der ganz richtig von gehemmter Kerntheilung und von zusammengesetzten Kernen spricht. Ebenso gut hätte Gerassimoff auch von unvollkommener Karyokinese reden können. Ich gab dem letzteren Namen den Vorzug, weil mögliche Hemmungen mir unbekannt waren. Gerassimoff konnte dagegen ohne Schwierigkeit von gehemmter Theilung reden, da die Hemmung von ihm selbst hervorgerufen wurde. Anstatt niedere Temperatur anzuwenden, hat Gerassimoff[1]) die oben erwähnten Resultate auch mit Hilfe von Anästheticis, Chloralhydrat, Aether nnd Chloroform, erhalten.

Nach wiederholter Theilung der zweikernigen Zellen und derjenigen mit grossen Kernen erhielt Gerassimoff ganze Reihen solcher Zellen.

Die Versuche des genannten Forschers haben gezeigt, welche Resultate Hemmungen in der Karyokinese veranlassen können und ausserdem haben sie das Vorkommen in der Natur von kernlosen und zweikernigen Zellen erklärt. Die andere Erscheinung, von welcher oben die Rede ist, nämlich das Vorkommen zweikerniger Zellen mit beiden Kernen in der Längsachse des Fadens und nicht von kernlosen Zellen begleitet, wird von Gerassimoff ausser Betracht gelassen, während andere Untersucher dieselbe, so viel ich weiss, auch noch nicht studirt haben. In den folgenden Seiten werden einige Beobachtungen besprochen werden, welche sich auf die letztgenannte Erscheinung beziehen.

Eigene Untersuchungen.

Material und Methode.

Beim Ziehen von *Spirogyren* in gläsernen Gefässen nahm ich dann und wann zweikernige Zellen wahr, zumal wenn zurückgegangene Culturen durch Erneuerung des Wassers sich wieder mehr oder weniger erholten. Bei *Spirogyra triformis n. s.*[2]) gelang es mir, eine Cultur, welche schon grösstentheils zu Grunde gegangen war, wieder zu einer sehr starken Entwickelung zu bringen. Es zeigte sich dabei, dass alle Fäden dieser Cultur mehr oder weniger mehrkernige Zellen be-

---

1) Ueber ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten. Zur Physiologie der Zelle. Moskau 1896.

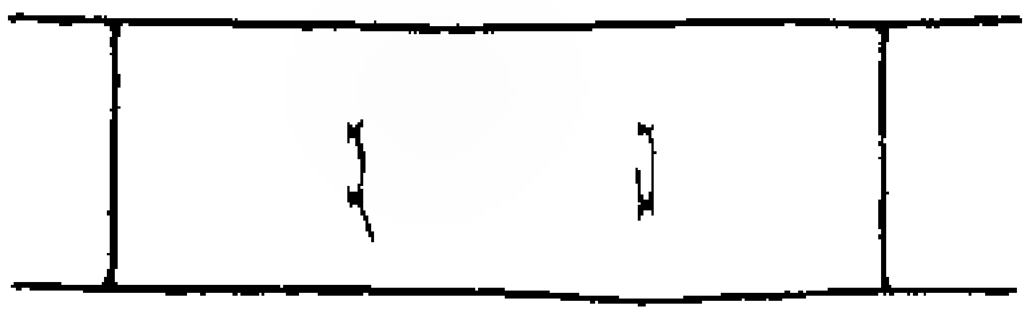
2) C. van Wisselingh, Ueber Kernth. bei Spirogyra, dritter Beitrag zur Kenntniss der Karyokinese, Flora 1900 pag. 356 u. 357.

sassen und manche Eigenthümlichkeiten in Verbindung mit dieser Erscheinung zeigten. Einen Theil dieser Cultur habe ich in das Flemming'sche Gemisch [1]) gebracht und untersucht. Um verschiedene Details genauer zu beobachten, wurden dann und wann Behandlung mit einer 40proc. Chromsäurelösung [2]) und Erwärmung in Glycerin bis 300 ° C. [3]) angewendet.

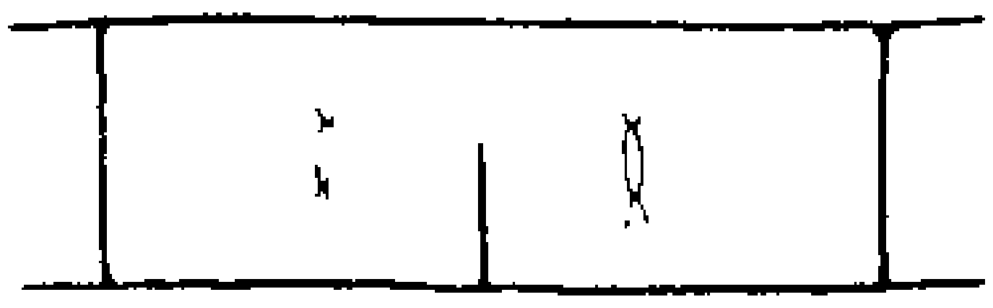
Spirogyra triformis hat platte Kerne, ziemlich dünne Zellwände und schief verlaufende Chlorophyllbänder.

Das Entstehen von Zellen mit zwei Kernen.

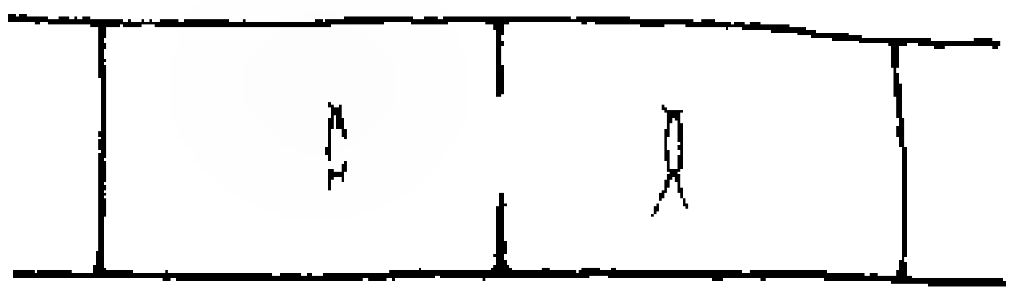
1.



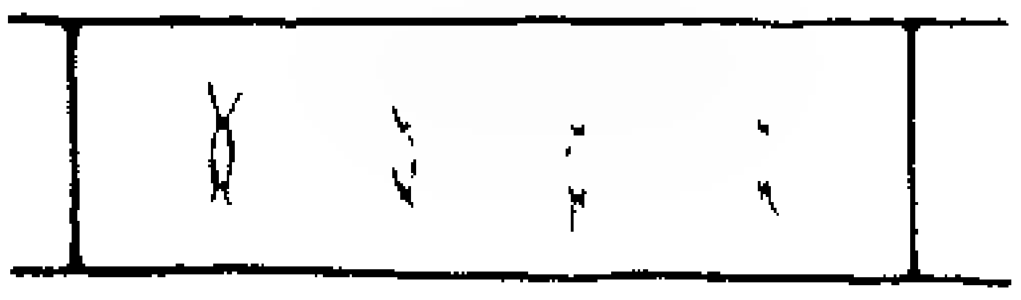
2.



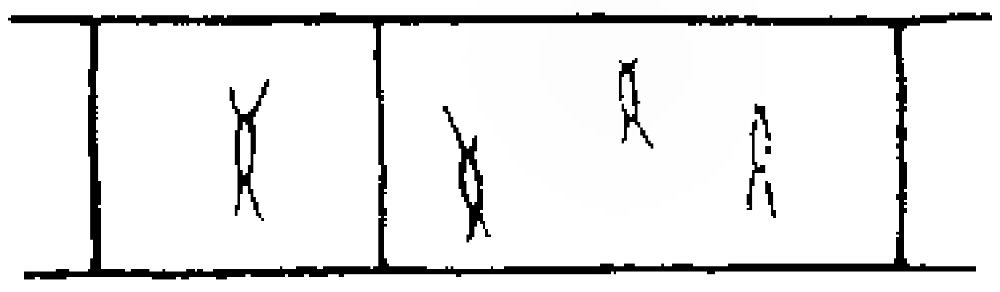
3



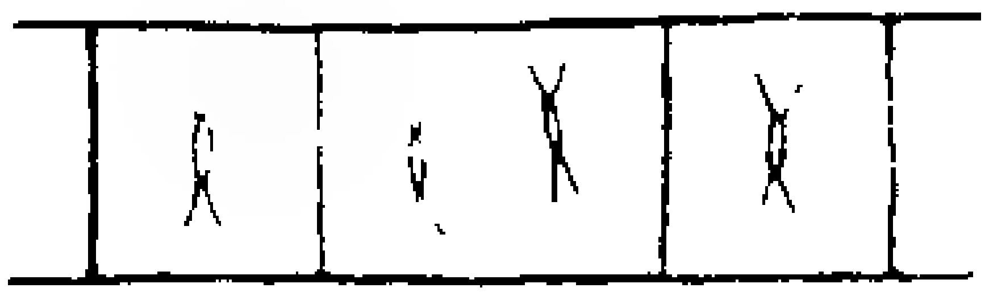
4.



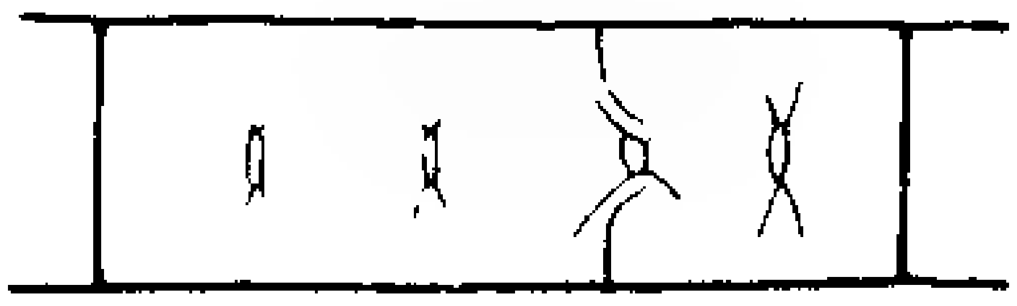
5.



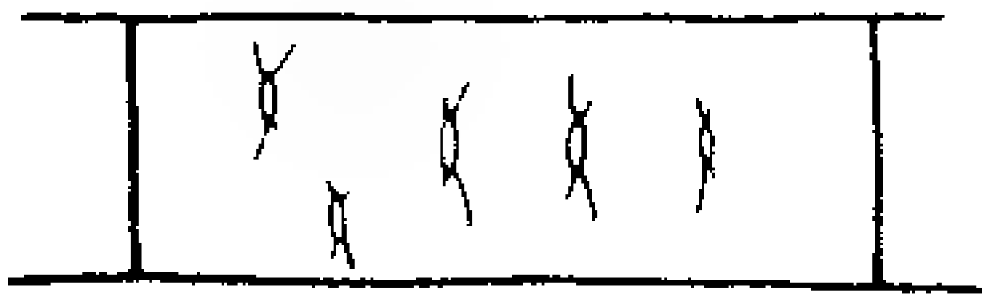
6.



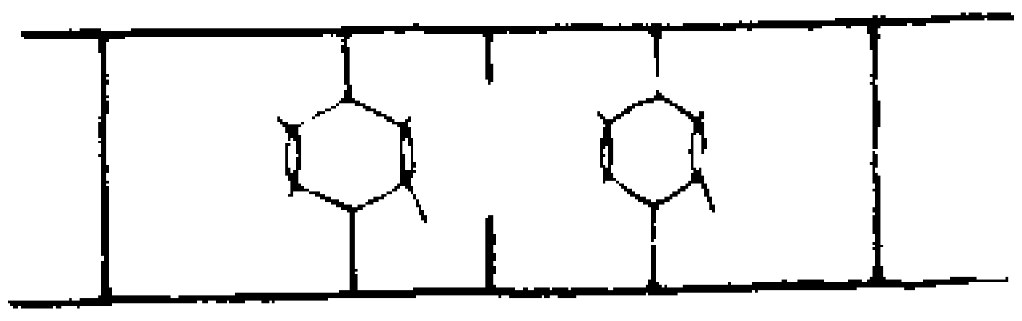
7.



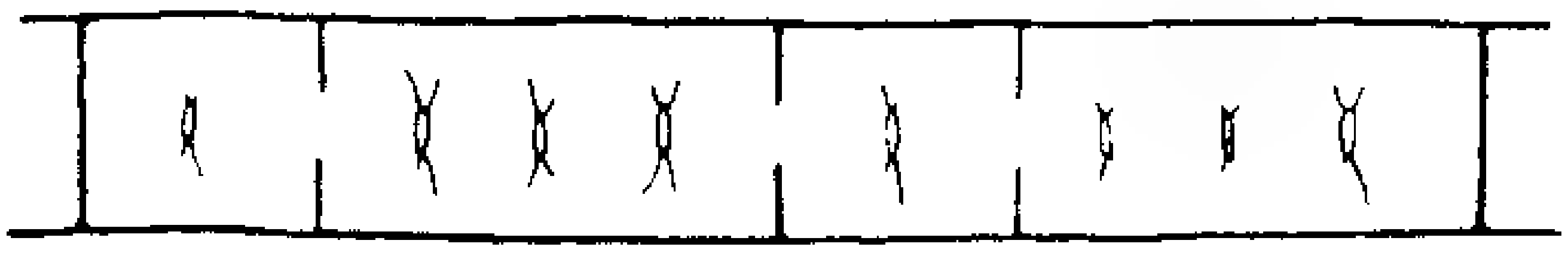
8.



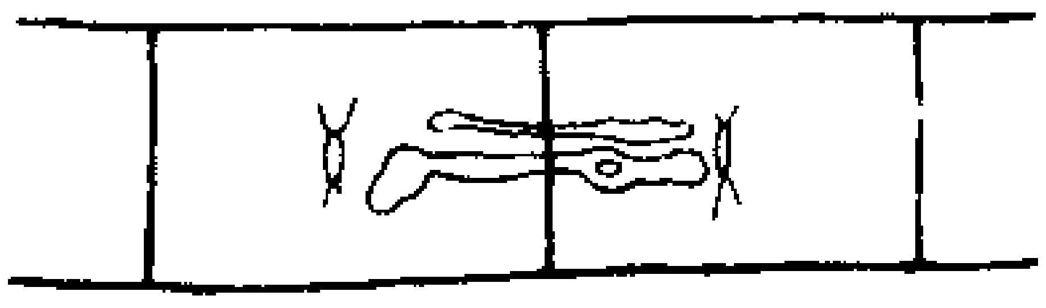
9.



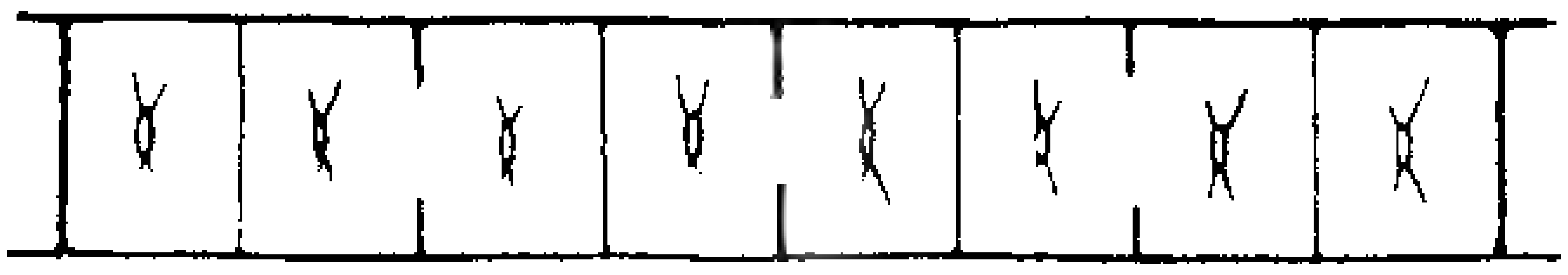
10.



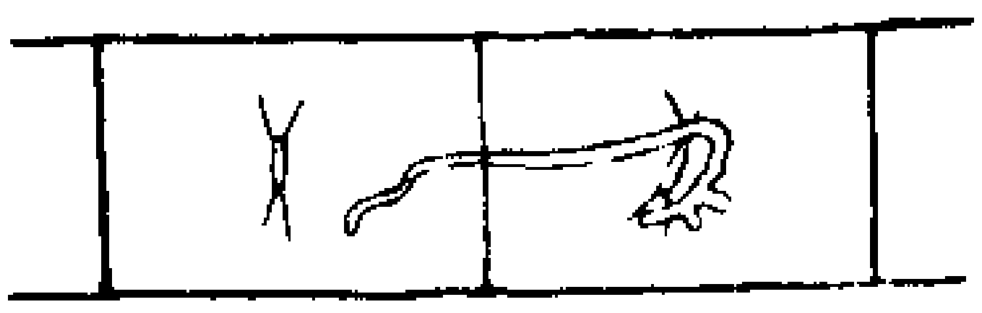
12.



11.



13.



Die zweikernigen *Spirogyra*zellen (Fig. 1), die ich in meinem Material angetroffen habe, entstehen, wenn bei einkernigen Zellen Karyokinese stattfindet und die Bildung der Querwand unterbleibt. Oft kommt es vor, dass die Querwand sich theilweise entwickelt. Bald sind nur einige Spuren derselben vorhanden, bald bildet sie einen einspringenden Ring in der Zelle (Fig. 3). Mehrmals kann man beobachten, dass sie an einer Seite sich mehr entwickelt hat, als an der anderen; auch sieht man oft, dass sie an einer Seite ganz fehlt (Fig. 2). Bisweilen hat die Querwand nur eine oder ein Paar kleine Oeffnungen. Auch kann es geschehen, dass statt einer normalen Querwand an mehr als einer Stelle eine unvollkommene Querwand zur Entwickelung kommt. Die theilweise gebildeten Querwände sind nicht selten gebogen. Die inneren Lamellen der Zellwand setzen sich über die unvollkommenen Querwände fort und bekleiden also verschiedene Zellabtheilungen.

---

[1]) C. van Wisselingh, Ueber den Nucleolus von Spirogyra, Bot. Zeitg. 1898 pag. 199.

[2]) l. c. pag. 199 und Ueber Kernth. bei Spirogyra, dritter Beitrag, pag. 356.

[3]) van Wisselingh, Mikroch. Unters. über die Zellwände der Fungi, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXI Heft 4 pag. 624 ff.

Das Entstehen von Zellen mit mehr als zwei Kernen.

Wenn bei einer zweikernigen Zelle die Karyokinese sich wiederholt, was bei beiden Kernen stattfindet (Fig. 9), können verschiedene Fälle sich darbieten. Die Querwandbildung kann zum zweiten Mal zurückbleiben; in diesem Falle entsteht eine vierkernige Zelle (Fig. 4). Die eine Querwand kann sich normal entwickeln, während die andere zurückbleibt, in welchem Falle man eine dreikernige und eine einkernige Zelle erhält (Fig. 5). Auch können beide Querwände sich normal entwickeln; man bekommt dann zwei einkernige Zellen und in der Mitte eine zweikernige (Fig. 6). Weil bei auf einander folgenden Theilungen die Querwände bald gar nicht, bald theilweise oder auf ganz normale Weise zur Entwickelung kommen, gibt es, ausser den oben genannten, noch viele andere Combinationen. Ich beobachtete zwei-, drei- und vierkernige Zellen ohne eine Spur von Querwänden, wie auch solche mit einer, zwei und drei theilweise entwickelten Querwänden. Im letzten Falle würde man oft richtiger von zwei, drei oder vier mit einander communicirenden Zellen reden können, nämlich wenn die Querwände nur kleine Oeffnungen haben. Einmal fand ich eine Zelle mit fünf Kernen ganz ohne Querwände (Fig. 8) und einmal vier communicirende Zellen, deren zwei mit einem und zwei mit drei Kernen, zusammen also mit acht Kernen (Fig. 10). Die in Fig. 11 abgebildete Zellenreihe ist aus einer Zelle entstanden, in welcher sich erst eine unvollkommene Querwand gebildet hat, nachher nochmals zwei unvollkommene Querwände und zuletzt vier normale Querwände. Aus der Dicke der Querwände kann man schliessen, welche die erst- und welche die letztgebildeten sind.

Verbreitung der mehrkernigen Zellen.

Oben habe ich schon erwähnt, dass bei Wiederholung der Karyokinese aus zweikernigen Zellen sowohl mehrkernige als einkernige

Zellen entstehen können. Daraus geht schon hervor, dass man selten viele Zellen mit der nämlichen Anzahl Kernen hinter einander finden wird, aber dass vielmehr bei auf einander folgenden Zellen die Anzahl gewöhnlich variiren wird. Unten gebe ich eine schematische Darstellung von vier Stücken verschiedener Fäden. Jede Ziffer stellt eine Zelle vor und gibt zugleich die Anzahl der Kerne an; 10×1 bedeutet zehn Zellen mit einem Kerne u. s. w. Zwei oder mehr mit einander communicirende Zellen habe ich stets als eine Zelle betrachtet.

111144111144411114411411111142442244422431

10×1,244,56×1,31211121141111411241322211228121
411221121122,30×1,21111112,19×1,2111

11×1,2112112121111112111112222,10×1,2221111221
11121211111112

1111222,15×1,211132222121,17×1.

Grösse der mehrkernigen Zellen.

Die Dicke der mehrkernigen Zellen stimmt mit der der einkernigen überein. Die Länge der mehrkernigen Zellen ist bisweilen sehr bedeutend. Bei den von mir untersuchten Fäden hatten die vierkernigen Zellen im Durchschnitt eine Länge von 397,5 μ, während die grössten derselben eine Länge von 450 und 455 μ hatten. Doch ist diese Länge verhältnissmässig gering. Sie ist weniger als das Dreifache der mittleren Länge der einkernigen Zellen. Die Länge der zweikernigen Zellen war im Durchschnitt das Doppelte der einkernigen und bisweilen sogar noch etwas mehr. Bei einem Faden betrug die Länge der einkernigen Zellen im Durchschnitt 177 μ und die der zweikernigen 384 μ; bei einem anderen Faden die Länge der einkernigen im Durchschnitt 185 μ und die der zweikernigen 381 μ.

Wenn aus einer zweikernigen Zelle eine zwei- und zwei einkernige Tochterzellen entstehen (Fig. 6), so ist die Länge der zweikernigen Zelle anfangs immer geringer als die sämmtliche Länge der beiden einkernigen. Die Erscheinung ist mehr auffallend, wenn in der Mutterzelle die Querwand ganz fehlt, als wenn eine unvollkommene Querwand vorhanden ist. Ich untersuchte in 25 Fällen die oben beschriebene Zellencombination. In elf Fällen hatte die Querwand bei den zweikernigen Mutterzellen sich nur sehr wenig oder gar nicht entwickelt; in den 14 übrigen Fällen war ein mehr oder weniger bedeutender Theil zur Entwickelung gekommen. Im ersten Falle war die Länge der zweikernigen Tochterzellen im Durchschnitt 186 μ und die sämmtliche Länge der beiden einkernigen Zellen im Durchschnitt 275 μ, war also das Verhältniss 1 : 1,48. Im zweiten Falle betrug die Länge der zweikernigen Zellen im Durchschnitt 200 μ und die der beiden einkernigen zusammen 234 μ, war also das Verhältniss 1 : 1,17.

Was die Länge der Zellen angeht, so muss ich noch auf einen Punkt die Aufmerksamkeit richten. Wenn *Spirogyra*fäden in weniger günstige Verhältnisse kommen, so bekommen die Zellen, welche am Leben bleiben, oft eine ausserordentliche Länge, während sie einkernig bleiben. Bei *Spirogyra triformis* beobachtete ich solche Zellen, welche bei einer normalen Dicke eine Länge von 390—420 μ hatten.

Die Kerne.

Die Kerne der *Spirogyra*fäden mit mehrkernigen Zellen stimmen mit denen normaler Fäden überein. Die in der Natur vorkommenden Fäden und die aus denselben erhaltene Cultur zeigten in Bezug auf die Kerne die nämlichen Details. Bei beiden hatten die Kerne gewöhnlich einen Nucleolus, bisweilen auch zwei. Bei vielen Fäden beobachtete ich, dass, wenn einige Kerne zwei Nucleolen enthielten, einer derselben sehr klein war (Zwergnucleolus). Wo diese Erscheinung bei Fäden mit mehrkernigen Zellen vorkam, beobachtete ich sie sowohl bei den einkernigen als bei den mehrkernigen Zellen. Bei den mehrkernigen Zellen befinden die Kerne sich gewöhnlich in der Achse der Zelle und ist ihre Stellung wie bei normalen Zellen. Es kann aber auch vorkommen, dass die Kerne ausserhalb der Achse gerathen und sich mehr oder weniger davon entfernen (Fig. 5 u. 8), aber sehr selten stellen sie sich diametral gegenüber. Die Stellung der Kerne hängt zusammen mit der Stelle, wo die Querwände kommen (Fig. 9). Bei den zweikernigen Zellen z. B. sind die Kerne mehr von einander entfernt als von den Querwänden, während die gegenseitige Entfernung der Kerne geringer ist als die Summe der Entfernungen der Kerne von den nächsten Querwänden (Fig. 1). Wenn sich in solchen Zellen Querwände bilden, so werden sie in drei Theile zertheilt, von welchen der mittlere Theil der grösste ist, jedoch kleiner als die beiden anderen zusammen (Fig. 6). Bisweilen gelangt ein Kern in die Oeffnung einer Querwand (Fig. 7). Ich beobachtete solches bei einigen vierkernigen Zellen.

Das Cytoplasma.

Das wandständige Protoplasma und die Chlorophyllbänder setzen sich über die unvollkommenen Querwände fort. Die Chlorophyllbänder gehen oft durch sehr kleine Oeffnungen in den Querwänden. Die Suspensionsfäden laufen von den Kernen nach der Wand; sie verzweigen sich und die Verzweigungen sind bei den Pyrenoiden an dem wandständigen Protoplasma befestigt, wie bei normalen *Spirogyra*fäden. Wenn ein Kern in oder bei der Oeffnung einer Querwand liegt, verbreiten und verzweigen die Suspensionsfäden sich an beiden Seiten der Querwand. Sie befinden sich also in verschiedenen Zellabtheilungen.

Was das wandständige Protoplasma angeht, so muss ich besonders auf einen Punkt die Aufmerksamkeit richten. Wenn *Spirogyra*fäden in weniger günstige Verhältnisse kommen, so nehmen die Chlorophyllbänder bald einen andern Verlauf. Sie schlängeln sich auf unregelmässige Weise der Wand entlang und anastomiciren mit einander. Bisweilen häuft sich das Cytoplasma mit dem Chlorophyll in der Mitte der Zelle mehr oder weniger an. Bei den von mir untersuchten Fäden mit mehrkernigen Zellen waren die Chlorophyllbänder noch nicht immer zum vollkommen normalen Zustande zurückgekehrt. Der Verlauf war bisweilen noch mehr oder weniger abnorm, während die Pyrenoiden auch nicht das gewöhnliche Aussehen hatten. Der abnorme Zustand des wandständigen Protoplasmas, besonders der Chlorophyllbänder, veranlasst mich zu vermuthen, dass diese Erscheinung mit dem ganzen oder theilweisen Wegbleiben der Querwände in Verbindung steht.

Auswüchse an den Querwänden.

Während in einigen Zellen die Querwandbildung ganz oder theilweise ausbleibt, kommen in anderen Zellen an den Querwänden allerlei unregelmässige Auswüchse zur Entwickelung, welche sich weit in das Zelllumen ausstrecken (Fig. 12) und bisweilen sogar bis an den Kern reichen (Fig. 13). Weniger starke Wucherungen findet man bisweilen auch bei den Längswänden. Reagentien gegenüber verhalten die Auswüchse sich wie die Zellwand. Mit Chlorzinkjodlösung und mit Jodium und 76 % Schwefelsäure geben sie die Cellulosereaction; auch durch Rutheniumroth werden sie gefärbt. Bei Erwärmung in Glycerin bis 300° lassen sie ein Cellulosegerüst zurück. Sie zeigen Schichtung; bisweilen schliessen sie eine körnige Substanz ein.

Das öftere Vorkommen überflüssiger Zellwandwucherungen zeigt, dass das ganze oder theilweise Misslingen vieler Querwände nicht auf einer weniger kräftigen Zellwandbildung durch Mangel an Material beruht, sondern dass nur eine abnorme Zellwandentwickelung stattfindet.

Resultate.

Aus den vorigen Seiten ergibt sich, dass mehrkernige *Spirogyra*zellen noch auf eine andere Weise entstehen können als Gerassimoff gezeigt hat. Es kommt mir wichtig genug vor, die von Gerassimoff wahrgenommene Erscheinung und die von mir beschriebene mit einander zu vergleichen. Es zeigt sich, dass bei oberflächlicher Uebereinstimmung viele wichtige Verschiedenheiten anzuweisen sind.

1. Gerassimoff setzte in Theilung begriffene *Spirogyra*zellen während einiger Zeit niederer Temperatur oder der Einwirkung von Anästheticis, Chloroform, Chloralhydrat oder Aether, aus.

Ich brachte eine zurückgegangene Cultur wieder zu kräftiger Entwickelung.

2. Gerassimoff erhielt aus einer in Theilung begriffenen Zelle eine kernlose und eine mit zwei Kernen oder mit einem zusammengesetzten oder grossen Kern.

Bei meinen Versuchen entsteht aus einer einkernigen Zelle eine zweikernige, wenn Karyokinese stattfindet und die Querwandbildung ganz oder theilweise zurückbleibt.

3. In den von Gerassimoff erhaltenen zweikernigen Zellen stehen die Kerne sich diametral gegenüber.

Bei den von mir erhaltenen mehrkernigen Zellen liegen die Kerne in der Zellachse, wie bei den normalen einkernigen Zellen.

4. Ausser zweikernigen Zellen erhielt Gerassimoff auch Zellen mit einem sehr grossen oder mit einem zusammengesetzten Kern.

Bei den von mir cultivirten Fäden kommen keine grossen oder zusammengesetzten Kerne vor.

5. Wenn die von Gerassimoff erhaltenen Zellen sich theilen, bekommen die Tochterzellen jede zwei Kerne oder einen grossen abnormen Kern, je nachdem die Mutterzellen enthielten.

Wenn bei den von mir erhaltenen zweikernigen Zellen die Karyokinese sich wiederholt, entstehen, im Falle die Querwandbildung wieder misslingt, auch Zellen mit drei, vier und mehr Kernen.

6. Die von Gerassimoff erhaltenen Zellen mit zwei Kernen und mit grossen Kernen bilden bei Vermehrung durch Theilung ganze Reihen solcher Zellen.

In den von mir cultivirten *Spirogyra*fäden liegen Zellen mit einem, zwei, drei, vier und mehr Kernen durch einander.

7. Die von Gerassimoff erhaltenen Zellen bilden dickere Zellenreihen.

Bei den von mir cultivirten Fäden sind die ein- und mehrkernigen Zellen gleich dick.

8. Was die Erblichkeit der von Gerassimoff wahrgenommenen Erscheinung betrifft, sei erwähnt, dass bei der Theilung die besonderen Eigenschaften der Mutterzellen auf die Tochterzellen übergehen, und dass dieselben nach der Copulation noch nicht ganz verschwunden sind. Gerassimoff erhielt nämlich hierbei keine Zellen mehr mit zwei Kernen, sondern wohl dicke Fäden mit grossen Kernen.

Die von mir beobachtete Erscheinung ist wenig standhaft; bald wiederholt sie sich bei der Karyokinese, bald nicht.

9. Die von Gerassimoff hervorgerufene Erscheinung ist mit einer Hemmung der Karyokinese verbunden.

Die von mir wahrgenommene Erscheinung tritt auf, ohne dass äussere Einflüsse während der Karyokinese eine störende Einwirkung ausüben.

Steenwijk, Juni 1900.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Eine zweikernige Zelle.
Fig. 2. Eine zweikernige Zelle mit unvollkommener Querwand.
Fig. 3. Wie oben.
Fig. 4. Eine vierkernige Zelle.
Fig. 5. Eine drei- und eine einkernige Zelle, aus einer Zelle entstanden.
Fig. 6. Eine zweikernige und zwei einkernige Zellen, aus einer Zelle entstanden.
Fig. 7. Eine vierkernige Zelle mit einer unvollkommenen Querwand.
Fig. 8. Eine fünfkernige Zelle.
Fig. 9. Karyokinese in einer zweikernigen Zelle mit unvollkommener Querwand.
Fig. 10. Communicirende Zellen, zwei drei- und zwei einkernige, aus einer Zelle entstanden.
Fig. 11. Zellenreihe, aus einer Zelle entstanden. Die letztgebildeten Querwände ohne Oeffnungen.
Fig. 12. Auswüchse an einer Querwand.
Fig. 13. Wie oben.

Untersuchungen an einigen Fettpflanzen.

Von

Wilhelm Brenner.

Unter dem Namen Succulenten oder Fettpflanzen fasst man eine Anzahl ganz verschiedenen verwandtschaftlichen Gruppen angehörende Pflanzen zusammen, die infolge eines mehr oder weniger gleichartigen Grundplanes ihrer anatomischen Struktur einen ähnlichen äusseren Habitus zeigen, der hauptsächlich durch fleischige vegetative Theile charakterisirt ist. Es besagt dieser zusammenfassende Name aber doch mehr als eine nur zufällige äussere Aehnlichkeit. Betrachten wir die Pflanzenwelt nicht nur vom entwickelungsgeschichtlichen Standpunkt aus, sondern fassen wir auch das Causalitätsverhältniss, in welchem sie zu den sie umgebenden Medien steht, ins Auge, so bemerken wir, dass diese letzteren oft zu so grossen anatomischen Veränderungen im pflanzlichen Organismus Veranlassung geben, dass in gewissen Fällen die verwandtschaftlichen Beziehungen zweier Familien oder sogar zweier Arten fast nur noch aus der Gleichartigkeit der reproduktiven Organe, deren Gestalt ja am wenigsten von äusseren Factoren abhängt, zu erkennen sind. Der Standort einer Pflanze ist es, der ihr oft ein so eigenthümliches Gepräge verleiht, dass sie mit den meisten in ihrer Umgebung oder an klimatisch ähnlichen Orten stehenden Pflanzen noch so verschiedener systematischer Stellung zu einer ökologischen Gruppe vereinigt werden kann. Ihr specielles physiologisches Verhalten unter den gegebenen Umständen bringt sie hinwiederum mit einer kleineren Gruppe dieses Verbandes in nähere Beziehung. Die Succulenten stellen nun eine physiologische Abtheilung des grossen ökologischen Verbandes der Xerophyten dar. Trockenheit des umgebenden Mediums, resp. die dadurch bedingte gesteigerte Transpiration, nach Schimper (98) auch die Erschwerung der Wasseraufnahme durch Salz- oder Säuregehalt des Bodens, ruft allgemein den Xerophytencharakter hervor, die erworbene Art des Schutzes gegen Wasserverlust durch Aufspeicherung von Wasser in besonderen Geweben lässt den Typus der Fettpflanzen entstehen.

Bei der Aufstellung solcher, die verwandtschaftlichen Beziehungen verwischender Gruppen war man genöthigt, eine ganz eminente Plasticität der pflanzlichen Organismen im Verlauf ihrer phylogenetischen Entwickelung anzunehmen. Es ist daher von grossem Interesse, zu untersuchen, ob und in welchem Maasse diese Anpassungsfähigkeit schon durch das nur kurze Zeit andauernde Experiment während der Ontogenie nachweisbar ist.

Es handelte sich also darum, den Einfluss veränderter äusserer Medien auf den anatomischen Bau von Fettpflanzen festzustellen und im Anschluss daran zu constatiren, inwiefern die Intensität der verschiedenen physiologischen Functionen dadurch modificirt wird. Um deutliche Reactionen erwarten zu können, war es daher vor Allem nöthig, das den Succulententypus in erster Linie bedingende Agens, den Wassermangel, durch sein Gegentheil zu ersetzen, d. h. die zu untersuchenden Pflanzen im feuchten Raume zu cultiviren. Um eine möglichst dampfgesättigte Atmosphäre zu erhalten, stellte ich einen grossen Theil meiner Culturen zum Theil im Warmhaus, wo die Wachsthumsintensität grösser war, zum Theil im Laboratorium in folgender Weise auf: Die Pflanzen waren von einem dem feuchten Boden eingedrückten, innen zur Hälfte mit Fliesspapier ausgekleideten Glascylinder bedeckt, der Topf selbst, von einer zweiten Glasglocke umgeben, stand in einer Schale mit Wasser. Daneben wurden Versuche angestellt in feuchtem Sand ohne weitere Bedeckung oder in schwacher (0,1—0,2proc.) und stärkerer (0,8—1proc.) Nährlösung in bedeckten Gläsern. Bei einem Versuche wurde nur der bewurzelte Theil der Pflanze in Nährlösung gebracht, während der beblätterte in einen abgeschlossenen Raum ragte, der durch Chlorcalcium trocken gehalten wurde. Zur Controle dienten die im Kalthaus des Gartens oder im Freien gewachsenen Pflanzen. Um den Einfluss des Lichtes zu prüfen, wurden einige Culturen in einem nach Norden gelegenen Zimmer in verschiedener Entfernung vom Fenster aufgestellt, bei anderen wurde auch die äussere Glasglocke durch einen Blechcylinder ersetzt; jedoch kamen die wenigsten Pflanzen bei vollständiger Dunkelheit fort.

Ich war bestrebt, möglichst verschiedene systematische Gruppen der Fettpflanzen bei meinen Versuchen zu berücksichtigen; doch musste ich mich im Verlaufe auf diejenigen Arten beschränken, die unter den ungewohnten Verhältnissen noch gut oder leidlich gediehen und nicht gleich den Pilzen und Bacterien zum Opfer fielen. Aus demselben Grunde musste ich darauf verzichten, die zuerst begonnenen Culturen unter Wasser fortzusetzen.

Zur Untersuchung gelangten folgende Crassulaceen: Sedum dendroideum, S. altissimum, S. dasyphyllum, Crassula portulacea, ferner verschiedene Arten von Sempervivum, hauptsächlich S. assimile. Die Cacteen fielen wegen ihres langsamen Wachsthums für diese Arbeit ausser Betracht; dagegen kamen noch einige Mesembryanthemumarten, hauptsächlich M. curviflorum, zur Verwendung.

Vor dem Versuche wurden meist die schon ausgebildeten Blätter, mit Ausnahme etwa der jüngsten am Vegetationspunkt, entfernt, um die neuen Aussenverhältnisse möglichst von Beginn der Bildung neuer Triebe an wirken zu lassen. Am geeignetsten für die Versuche erwies sich Sedum dendroideum, dessen abgeschnittene, als Reservestoffbehälter functionirende Stengelstücke sehr bald neue und kräftige Sprosse trieben.

Die Untersuchungen wurden angestellt im botanischen Institut der kgl. Universität Halle-Wittenberg in den Jahren 1898—99. Herrn Professor G. Klebs, auf dessen Veranlassung hin ich diese Arbeit unternommen habe, sei auch an dieser Stelle für seine werthvolle Berathung und Hilfe der wärmste Dank ausgesprochen.

Bevor ich auf die eigentliche Untersuchung an den cultivirten Pflanzen einging, musste ich den anatomischen Bau der betreffenden Arten unter normalen Verhältnissen genau kennen lernen. Hiebei stiess ich aber mehrfach auf sehr interessante, bis jetzt nur wenig oder gar nicht bekannte Erscheinungen, denen ich bei dieser Gelegenheit näher auf den Grund zu gehen suchte. Diese Untersuchungen werden daher einen grösseren Theil meiner Arbeit in Anspruch nehmen und sollen nach diesen einleitenden Vorbemerkungen an erster Stelle folgen.

I. Theil. Anatomie der untersuchten Pflanzen.

1. Crassulaceen.

Die anatomischen Verhältnisse bei den Crassulaceen, speciell bei der Gattung Sedum, sind durch die ausführlichen Arbeiten von L. Koch (79) eigentlich genügend bekannt. Ich könnte mich daher hier darauf beschränken, die zur Untersuchung gelangten Pflanzen einfach in eine der dort aufgestellten Gruppen einzuordnen. Doch, während jener Autor das Hauptgewicht auf Entwickelung und Anatomie des Stammes und der Wurzel legte und die Blattstruktur nur kurz berührte, werde ich meinem Zweck entsprechend gerade die letztere hauptsächlich zu berücksichtigen haben, da in erster Linie das Blatt succulent ist, und daher von ihm die ersten und deutlichsten Reactionen bei veränderter Umgebung zu erwarten sind.

A. Anatomie des Stammes.

Die von mir untersuchten Arten zeigen in Bezug auf Stammanatomie keine besonderen Eigenthümlichkeiten. Der Stamm von Sedum dendroideum und Crassula portulacea ist dick und dient vornehmlich der Stoffspeicherung, derjenige der anderen Sedumarten schliesst sich in seinem Aufbau ganz demjenigen der von Koch aufgestellten Gruppe der Seda genuina an. Ich verweise daher auf die oben citirte Arbeit.

B. Anatomie des Blattes.

Die Blätter von *Sedum dendroideum* sind langelliptisch, vorn etwas zugespitzt, nach dem Stengel hin allmählich verschmälert, durchweg und namentlich an der Basis sehr fleischig. Die Epidermis wird von einer von dem übrigen Gewebe nur wenig durch Kleinheit und Chlorophyllmangel verschiedenen Zelllage gebildet. Die Cuticula ist wie bei den meisten Fettpflanzen nur schwach entwickelt. Von oben gesehen stellt sich die Epidermis als ein ziemlich regelmässiges Gefüge von sechseckigen, geradwandigen Zellen dar. Die Ober- und namentlich die Unterseite des Blattes trägt zahlreiche Spaltöffnungen, die weder eingesenkt sind noch sonst irgend welche besonderen Eigenthümlichkeiten zeigen. Typisch für die Crassulaceen sind nur die drei oder mehrfach drei Nebenzellen, welche die Schliesszellen umgeben. Das Parenchymgewebe ist von in ihrer Grösse nur wenig differirenden wasserreichen Zellen gebildet, die sämmtlich Chlorophyllkörner führen. Die Wandungen der Zellen zeigen die Cellulosereaction. Der periphere Theil des Parenchyms ist in (auf Querschnitten) radialen Reihen angeordnet und wird dadurch in eine Anzahl in der Längsrichtung des Blattes verlaufender, durch Intercellularen getrennter Lamellen getheilt. Die Mitte des Blattes, ein linsenförmiger Abschnitt, wird von unregelmässigem Gewebe eingenommen und ist von den ziemlich zahlreichen Gefässbündeln, in die sich der in jedes Blatt eintretende Blattspurstrang theilt, durchzogen. Letztere bestehen hauptsächlich aus Spiraltracheïden. Was den radial angeordneten Theil des Parenchyms betrifft, so wurde bei Sedum spurium und S. Aizoon auch von Koch (79) erwähnt, dass sich hier die Neigung zur Palissadenbildung bemerkbar mache; doch scheint mir, dass dieser Autor dabei mehr die deutliche radiale Streckung der der Epidermis zunächst liegenden Zellen im Auge hatte, als ihre reihenweise Anordnung. Offenbar wird aber durch dieses „Reihenparenchym" wenigstens in gewisser Beziehung dasselbe erreicht, wie durch gewöhnliche Palissaden: rasche Stoffleitung und Schutz des Chlorophylls gegen zu starkes Sonnenlicht.

Die Zellen des Blattes sind, abgesehen von den Elementen des Gefässtheils, alle lebendig, mit Plasma und Zellkern versehen. An Einschlüssen findet sich in ihnen hauptsächlich Gerbstoff, der in der Epidermis fast überall und im Parenchym in vereinzelten Zellen, welche durch nichts in ihrer Gestalt auffallen, zerstreut ist (vergl. Wagner 87). In den Blättern von Sedum dendroideum fand ich nach verschiedenen Bestimmungen 95,8 % Wasser und von den 4,2 % fester Substanz 0,07 % Gerbstoff. Derselbe wurde nach der Methode von Kraus (Löwenthal) durch Titriren mit Chamaeleon und Indigo bestimmt. Wie alle Crassulaceen ist auch diese Art sehr reich an freier Säure und zwar, wie Aubert (90) nachwies, Isoapfelsäure. Bekanntlich ist jedoch der Säuregehalt nach den Untersuchungen von Mayer (78), de Vries (84), Kraus (84), Warburg (85 und 86—88) grossen

Schwankungen unterworfen, welche hauptsächlich durch Licht und Wärme bedingt sind. Mit Schwefelsäure sowohl als mit Oxalsäure lässt sich in allen Zellen sehr leicht ein lösliches Kalksalz, offenbar saurer apfelsaurer Kalk, in grosser Menge nachweisen. Entzieht man dem Zellsaft Wasser durch Zufügen von Salpeterlösung, so sammeln sich vor der eigentlichen Plasmolyse innerhalb der Vacuolenflüssigkeit die gelösten Kalksalze zu einem stark lichtbrechenden Tropfen oder Klumpen, der bei Zufügen von Schwefelsäure rasch in ein Conglomerat von Gypskrystallen verwandelt wird.

Die Blätter von *Sedum altissimum* sitzen in dichter Spirale am Stengel. Es sind walzenförmige, sehr fleischige Gebilde, welche, an der Basis nur mit kleiner Fläche ansitzend, sich oben in eine oft geröthete, mehr oder weniger ausgebildete Spitze verschmälern. Epidermis und Parenchym sind ähnlich ausgebildet wie bei der vorigen Art; die Zellen des letzteren erreichen oft beträchtliche Dimensionen, 0,1—0,15 mm. Die Blattgefässe liegen mehr oder weniger in einer Ebene. Sie stammen aus dem ziemlich starken aber einfachen Blattspurstrang, der sich gewöhnlich in 5—7 kleinere Bündel auflöst. Was den Inhalt der Zellen anbelangt, so findet sich oft in der Epidermis, namentlich an der Blattspitze und auf der Unterseite, etwas Anthocyan. Gerbstoff enthalten alle Epidermiszellen in grosser Menge mit Ausnahme der Nebenzellen der Spaltöffnungen und der Schliesszellen selbst (vgl. Fig. 15, 2), ferner die Parenchymscheiden der Gefässbündel, welche sich von dem übrigen Gewebe deutlich unterscheiden und einzelne auf dem ganzen Blattquerschnitt zerstreut liegende Zellen. Ueberall finden sich freie Säure und gelöste Kalksalze.

Die Blattstellung von *Sedum dasyphyllum* ist die decussirte. Die einzelnen Blattpaare stehen meist sehr dicht übereinander. Mit kleiner Ansatzstelle am Stengel inserirend, schwillt das Gebilde unmittelbar darüber zu einem im Verhältniss zu seiner Grösse ausserordentlich fleischigen Körper an, dessen Spitze meist abgerundet ist. Die Anatomie des Blattes stimmt im Ganzen mit den vorher beschriebenen Arten überein. An den Seiten wölbt sich die Aussenwand der Epidermiszellen oft papillenartig vor, da auch sie als hauptsächlichste Nebenfunction die Speicherung von Wasser übernommen haben. Auf der Blattoberfläche zerstreut finden sich einzelne Drüsenhaare. Die radiale Anordnung der oft sehr grossen (— 0,18 mm) Parenchymzellen ist auch hier sehr leicht zu beobachten. In jedes Blatt tritt ein ziemlich schwacher Blattspurstrang ein, der sich nur wenig, in 3—5 Aestchen, zertheilt. Anthocyan und Gerbstoff finden sich nur in einzelnen Zellen, Säure und lösliche Kalksalze überall.

Die ebenfalls gegenständigen Blätter von *Crassula portulacea* sind breiteiförmig, etwas zugespitzt, mit dicker Spreite und in einen fleischigen Stiel verschmälert. Die Epidermis ist zweischichtig und besteht aus ziemlich kleinen, rechteckigen oder quadratischen Zellen; die äussere trägt eine relativ dicke (5—6 μ) Cuticula. In der Aufsicht zeigt sie sich als ein Gefüge von meist regelmässig sechseckigen länglichen Tafeln. Ober- und Unterseite tragen eine ziemlich grosse Anzahl von Spaltöffnungen mit einem meist doppelten Kreis von drei Nebenzellen, ausserdem zahlreiche Wasserspalten, die vom blossen Auge als dunkle Fleckchen am Blatte zu bemerken sind. Bei mikroskopischer Untersuchung zeigen sich diese Punkte als von einem kleinzelligen rundlichen Gewebecomplex gebildet, in welchem man 7—11 Schliesszellenpaare findet, die aber nur $^1/_2$—$^2/_3$ der Grösse der eigentlichen Spaltöffnungszellen erreichen (Fig. 1). Im Parenchym finden wir wieder eine deutliche

Reihenanordnung der in ihrer Grösse nur wenig differirenden Zellen; doch reichen hier zum Unterschied von den bisher beschriebenen Arten die Intercellulargänge von beiden Seiten bis ganz in die Mitte des Blattes, wo sie oft fast in einander übergehen. Auch hier stehen sie stets zur Oberfläche senkrecht. Die Gefässbündel, die aus dem unmittelbar über der Basis sich theilenden, ziemlich starken Blattspurstrang stammen, und deren man auf einem Schnitt durch die Blattmitte ca. 11 trifft, liegen alle in einer medianen Ebene. Nur einige wenige Gefässelemente zweigen von denselben ab, um zwischen den Zellen einer Längslamelle sich durchwindend zu den Wasserspalten zu gelangen. Gewöhnlich wird dieser Ast nur von einer oder wenigen Tracheiden gebildet, die sich aber an der Basis des kleinzelligen, trichterartigen Gewebes, das sich unterhalb der Oeffnungen befindet und von Haberlandt (96) als Epithem bezeichnet wird, in zahlreiche Endästchen auflösen. Selbstverständlich ist durch die vielen unregelmässig vertheilten Wasserspalten die Lamellenstruktur des Parenchyms etwas verwischt.

Gerbstoff fand ich bei diesen Blättern auch hauptsächlich in den beiden Epidermisschichten, ferner in dem Gewebe, welches das Wasserspaltenepithem und die Gefässbündel umgibt (vgl. Wilke 83) und zerstreut durch das ganze Parenchym. Ueber die Zusammensetzung der Zellwand, den Gehalt an Säure und Kalksalzen gilt dasselbe wie für die Sedumarten.

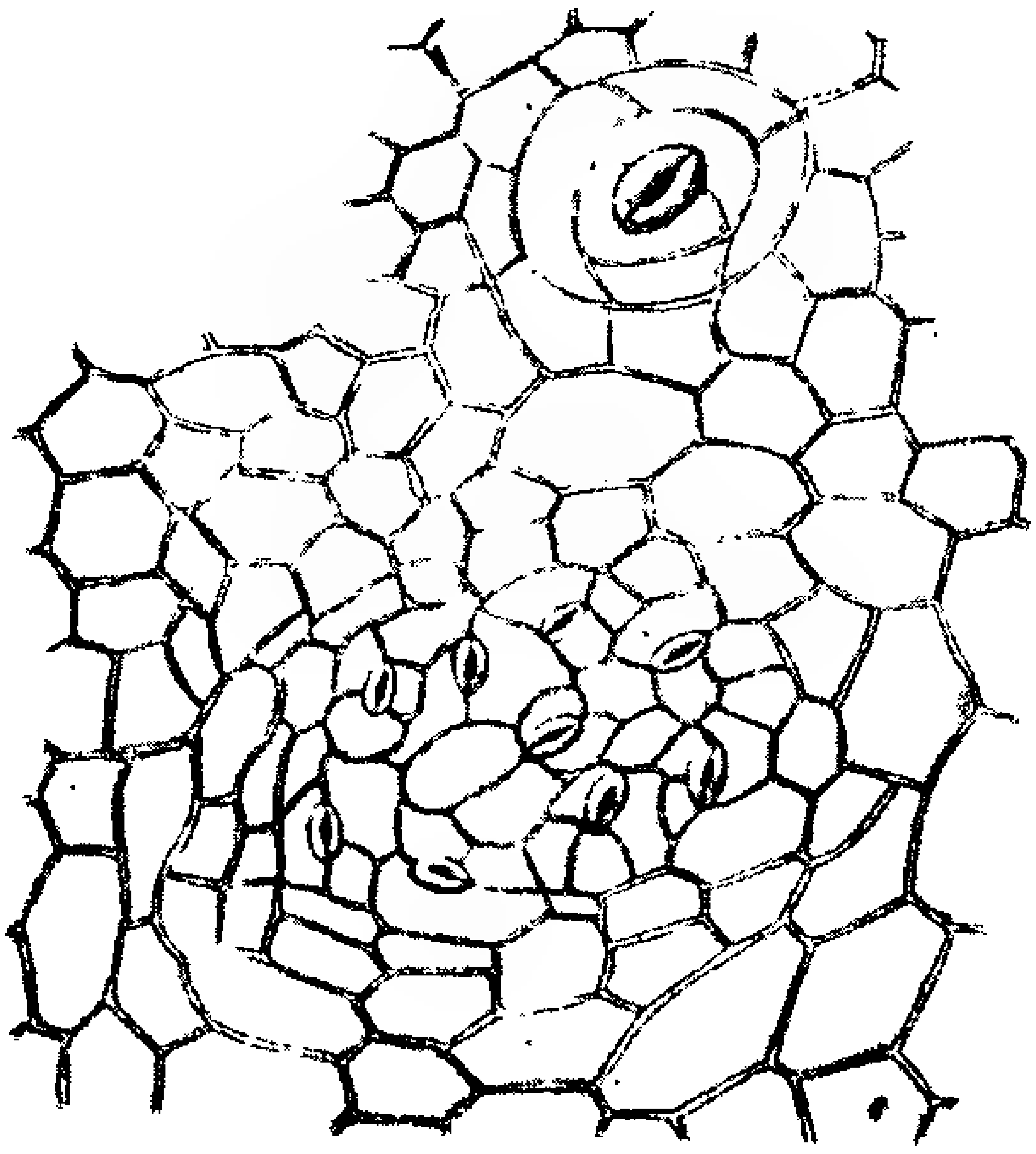
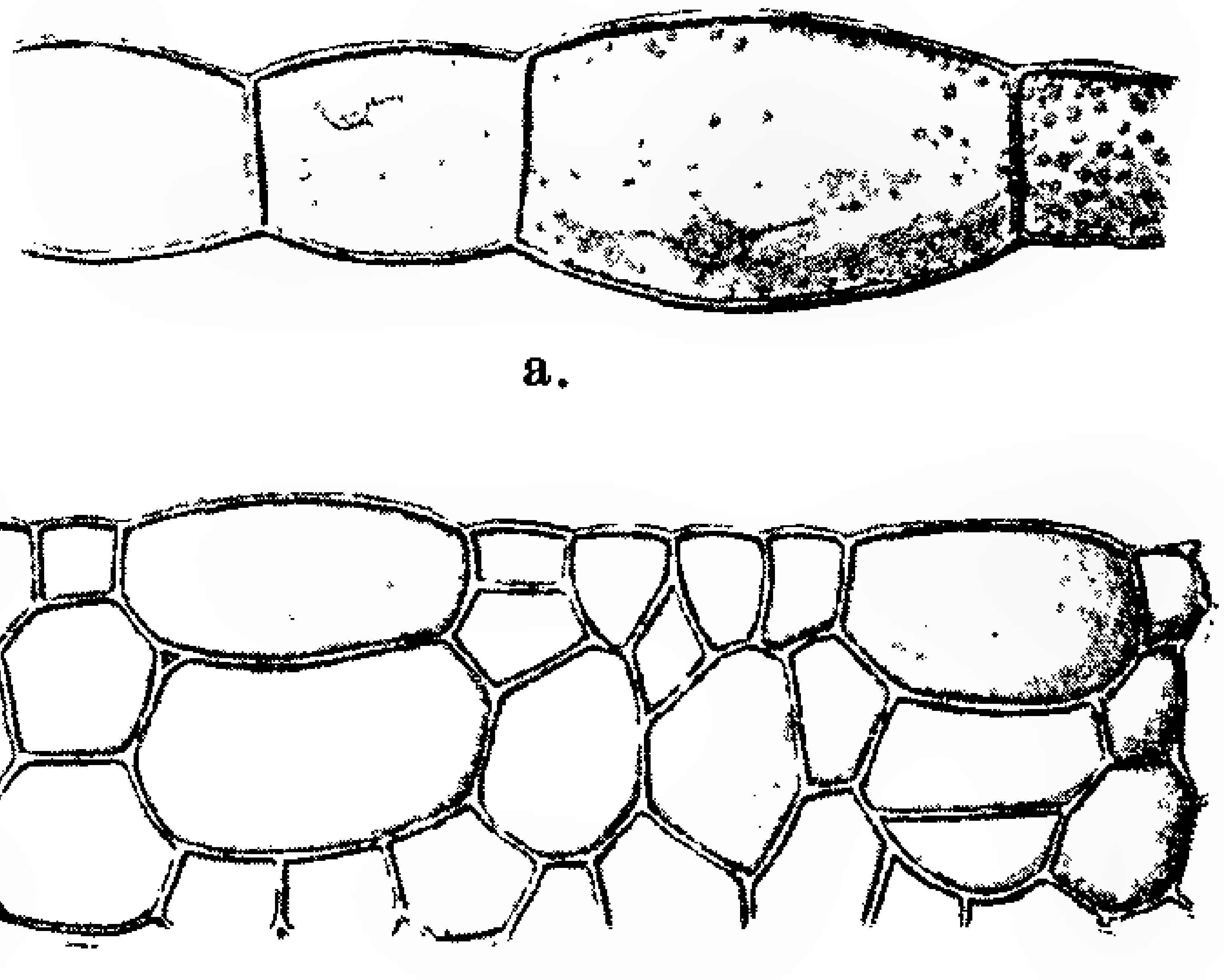


Fig. 1. Epidermis von Crassula portulacea mit Wasserspalten und Spaltöffnung.

Die Blätter von *Sempervivum* sitzen dicht gedrängt in spiraliger Anordnung, mit breiter Basis inserirend. Ihre Form ist gewöhnlich breitlanzettlich mit mehr oder weniger ausgezogener Spitze; die Oberfläche flach bis concav, die Unterseite convex. Haarbildungen finden sich bei einigen Arten auf der ganzen Oberfläche, bei den meisten aber nur am Rande der Blätter. Die Epidermis ist dieselbe wie bei den Sedumarten. Spaltöffnungen sind in etwas grösserer Zahl auf der Oberseite vorhanden, welche ja durch den rosettenartigen Wuchs der Pflanze doch noch genügend gegen allzu grosse Verdunstung geschützt ist. Die oben erwähnten Haare sind Drüsenhaare mit mehrzelligem Stiel und Köpfchen. Das Parenchym besteht aus wasserreichen Zellen, die sämmtlich mit Chlorophyll versehen sind, das sich auch hier wie bei den bisher beschriebenen Arten in der Nähe der Epidermis in grösserer Menge findet.

Bei dem Gewebe von Sempervivum assimile fiel mir nun zuerst die lamellöse Anordnung der Zellen in die Augen, da sie hier am allerdeutlichsten zu Tage tritt. Fertigen wir uns nämlich einen Flächenschnitt an, der ausser der Epidermis noch die erste oder zweite Schicht des Parenchyms mit abhebt, so sehen wir, dass das letztere durchweg in Längsreihen angeordnet ist (Fig. 2). Aussen verlaufen die Lamellen ungefähr parallel zum Blattrand, während sie in der Mitte in gerader Linie von der Blattspitze nach der Basis zustreben. Die dazwischen liegenden Intercellularen sind nun bei einigen Arten, namentlich bei S. rubrocinctum, Requieni und assimile, ausserordentlich weit und messen unter der Epidermis an manchen Stellen mehr als die Breite der dazwischen liegenden Zelllamellen. Letztere rücken jedoch gegen die Blattmitte hin zugleich mit der Grössenzunahme der Zellen näher zusammen und erscheinen oft sogar an einzelnen Punkten verwachsen, so dass sie nicht immer in ihrer ganzen Ausdehnung mit der Pincette isolirt werden können. Bei manchen Arten, so bei S. atlanticum, vereinigen sich auch tiefer im Blatte mehrere Lamellen zu einer einzigen. Gegen die Blattspitze hin gehen natürlich immer mehrere derselben aus, während sich umgekehrt in der Blattmitte oft Verzweigungen einstellen, wobei jedoch meist der eine der Zweige nur sehr kurz bleibt (vgl. Fig. 12, 1). In der Gefässbündelebene neigen sich alle Lamellen, oft in grossem Bogen, zu einer der Gefässbahnen, um sich an dieselbe anzuschliessen; auf Querschnitten scheinen sie daher meist von den Gefässbündeln auszustrahlen. (Vgl. Fig. 3.) Es ist dies die von Haberlandt (86) sogenannte *Kranzstellung*. Von dem Vorhandensein dieser Struktur kann man sich übrigens leicht überzeugen, da die Sempervivumblätter eine schon mit blossem Auge leicht sichtbare feine Streifung ihrer Oberfläche zeigen, welche *eben von den beschriebenen Intercellularen herrührt*.


a.

b.

Fig. 2. Parenchymlamelle von Semp. assimile,
a. von oben (Flächenschnitt),
b. von der Seite (Längsschnitt).

Wir haben es hier also mit der auffallenden Erscheinung zu thun, dass eine Pflanze, die allgemein zu den typischen Xerophyten gerechnet wird, wozu man in Anbetracht ihrer Vorliebe für trockenes Kalkgestein und stark sonnenbeschienene Orte gewiss volles Recht hat, ausserordentlich grosse Intercellularräume besitzt, wie man sie sonst selten bei irgend einer Pflanze zu sehen gewohnt ist. Wenigstens muss diese Thatsache auffallend erscheinen, wenn man in jedem pflanzengeographischen Werke als eine der charakteristischen Eigenthümlichkeiten der Xerophyten die Kleinheit der Intercellularen angeführt sieht. (Vgl. Kerner 96 S. 270, Warming 96 S. 192, Schimper 98 S. 6.) Nun war mir aber schon bei früheren Beobachtungen klar geworden, dass in absoluter Verallgemeinerung dieser Satz jedenfalls unrichtig wäre, indem ich bei anderen, unstreitig xerophilen Pflanzen ebenfalls,

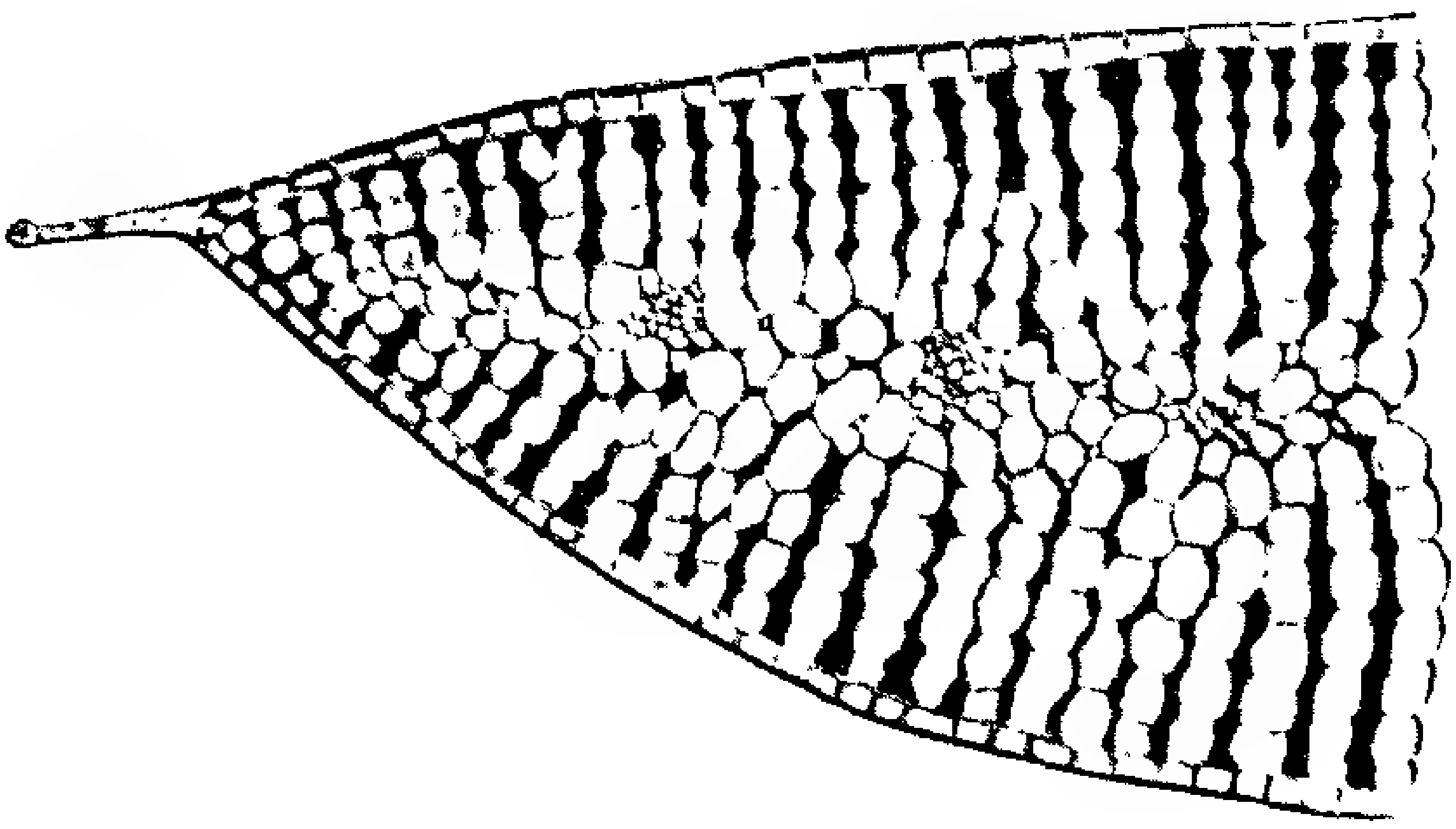


Fig. 3. Theil eines Blattquerschnittes von Semp. assimile.

namentlich im Schwammparenchym grosse Intercellularräume bemerkte; so bei verschiedenen Ericaarten, bei Azalea procumbens, Gaultheria procumbens, Passerina-Arten, Agathosma u. a. Ich fragte mich daher schon damals, was denn als Zweck dieser Einrichtung geltend zu machen sei. Man könnte nun zunächst sagen, dass durch grosse Intercellularen leicht ein alle Zellen umschliessender, dampfgesättigter und windstiller Raum erreicht würde, der die weitere Transpiration namentlich bei mehr oder weniger geschlossenen Spaltöffnungen verhindert. Ferner ist aber zu beachten, dass die Pflanze bei ihrer Durchlüftung eben immer auf zwei Punkte Rücksicht zu nehmen hat, nicht nur auf die damit verbundene Verdunstung, sondern vor Allem auch auf den ihr Leben bedingenden Gasaustausch. Die xerophilen Pflanzen kommen also hier in einen Conflict – um diese anthropomorphe Ausdrucksweise zu gebrauchen —, einerseits möchten sie die Transpiration und darum den Gasaustausch möglichst verlangsamen, andererseits können sie dies doch nicht über eine bestimmte Grenze hinaus thun, um nicht sich selber ums Leben zu bringen. Namentlich die Fettpflanzen mit ihrer massigen, dicken Blattstruktur kommen hiebei in eine sehr missliche Lage. Wollen sie dem tiefer liegenden Gewebe nicht die Lebensbedingungen entziehen, so sind sie geradezu genöthigt, die Intercellularen zu erweitern, um damit die äussere Oberflächenverminderung durch eine innere Oberflächenvergrösserung zu compensiren. Durch grosse Intercellularen sind nun aber, wie schon oben angedeutet wurde, nicht von vornherein die Bedingungen für starke Verdunstung geschaffen, dafür aber ist der Pflanze die Gelegenheit geboten, auch bei geschlossenen Spaltöffnungen weiter zu assimiliren und zu athmen, da ihr eine verhältnissmässig grosse Luftmenge zur Verfügung steht und sie in Stand gesetzt wird, die durch Respiration oder Säurezersetzung ausgeschiedene Kohlensäure gleich wieder auszunützen. In der Function der Intercellularen als Luftreservoire und der durch sie bedingten Compensation des äusserlichen Oberflächenverlustes bei den Fettpflanzen dürfte daher wohl der Hauptgrund dieser Einrichtung zu suchen sein. Die Anlage der Intercellularen ist schon an sehr jungen Stadien der Blattentwickelung zu erkennen und namentlich dann leicht zu beobachten, wenn man an Flächenschnitten von Alkoholmaterial das Eindringen der Luft in diese Kanäle verfolgt. Bei dieser Art der Beobachtung sind die dazwischen liegenden Zellreihen auch bei den Sedumarten im Zusammenhang zu erkennen.

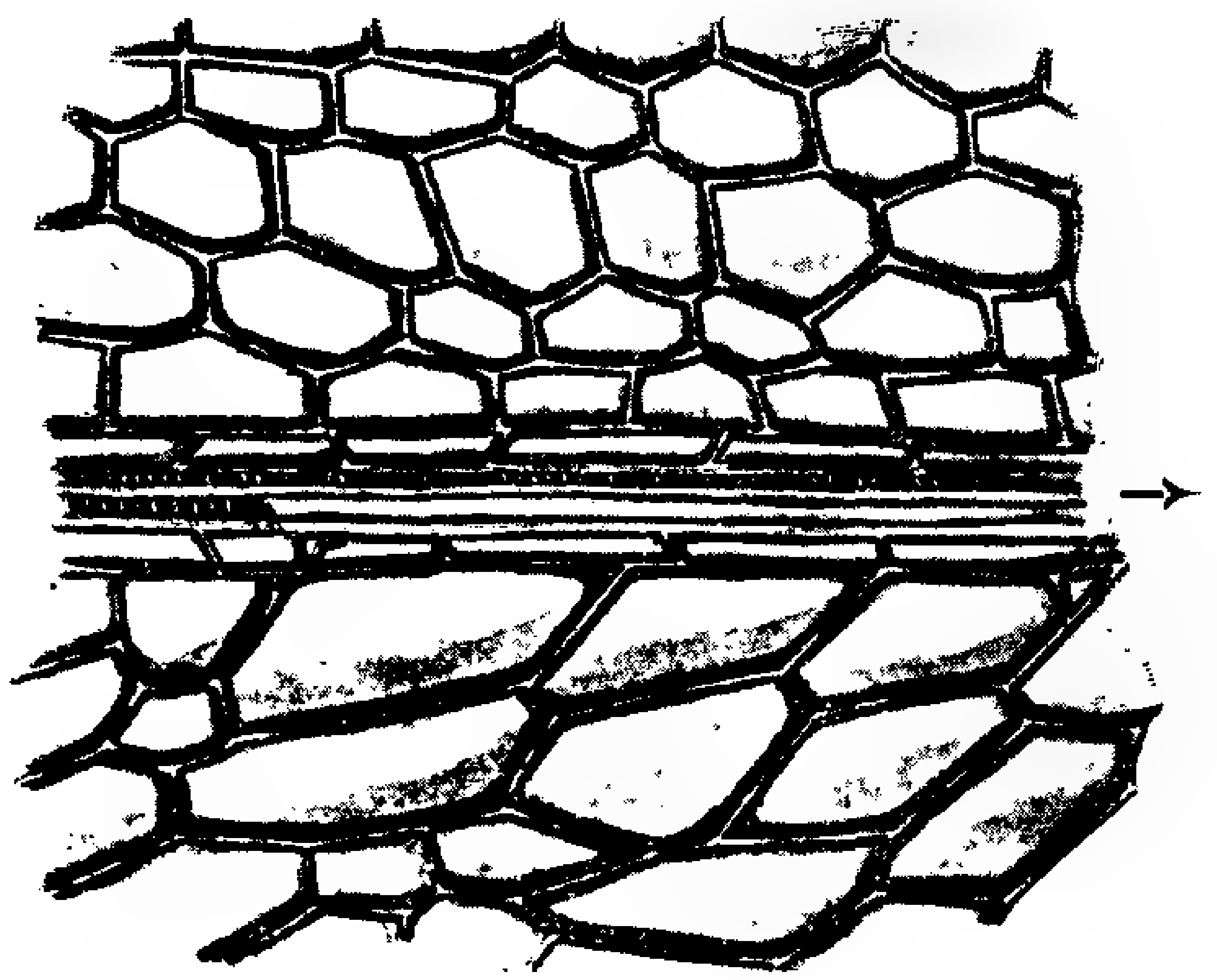


Fig. 4. Theil einer Parenchymlamelle von Semp. assimile. Von der Seite gesehen (Längsschnitt). Die Blattbasis in der Richtung des Pfeils.

Die Zweckmässigkeit des Längsverlaufs der Kanäle liegt auf der Hand. Ohne den Stoffverkehr auf seinem directesten Wege nach der Blattbasis zu hemmen, gelangen sie so doch zu der für das Leben der Pflanze nothwendigen Entwickelung. Alle quer verlaufenden Intercellularen wären ebensoviele Hindernisse für einen raschen Stoffwechsel. Noch auf einen anderen Punkt, welchem ähnliche Bedeutung zukommen dürfte, ist hier aufmerksam zu machen. Auf Längsschnitten finden wir nämlich die Zellen der einzelnen Parenchymlamellen noch in ganz besonderer Weise angeordnet. Die radialen Wände stehen nicht senkrecht zu den tangentialen, sondern sind dazu schräg orientirt und zwar in der Weise, dass dadurch in der Ebene der Lamelle neue Zellzüge entstehen, welche von der Blattoberfläche schräg einwärts und in der Richtung der Blattbasis der Gefässbündelebene zustreben, um auch so noch den Weg der Stoffleitung möglichst abzukürzen. Die Zellen besitzen dabei in der Richtung dieser Züge ihren grössten Durchmesser (vgl. Fig. 4).

Die Gefässbündel von Sempervivum liegen mehr oder weniger in einer Fläche. Dieselbe ist nach oben concav und liegt etwas näher der Ober- als der Unterseite des Blattes. Der Blattspurstrang theilt sich gewöhnlich in 3—5 Aeste, die ihrerseits wieder ziemlich zahlreiche Abzweigungen und Anastomosen aussenden. Auch in die einzelnen Lamellen werden zum Theil Gruppen von 2—5 Tracheiden abgegeben, die oft bis nahe an die Epidermis verlaufen, begleitet von langgestrecktem Parenchym.

Die Zellwände der Sempervivum-Arten zeigen grösstentheils die Cellulosereaction. Doch ist hier noch auf eine Erscheinung zurückzukommen, die sich schon bei den bisher besprochenen Crassulaceen bemerkbar machte, die ich aber erst bei dieser Gattung näher untersuchte. Bei der Behandlung von Flächenschnitten mit Jod und Schwefelsäure bemerkte ich nämlich stets ausserhalb der stark quellenden blauen Celluloseschichten noch ein feines, hellgelbes, zuweilen etwas körniges Häutchen (Fig. 5), das sich alsbald als die schon von Frank erwähnte, von de Bary angeführte und von Russow (84), Berthold, Terletzki und Schenck (85) genauer studirte Intercellularauskleidung herausstellte. Ueber Zusammensetzung und Herkunft dieser Membran waren jedoch fast alle diese Forscher verschiedener Ansicht; während Frank und de Bary dieselbe als suberinhaltige Lamelle ansahen, fasste sie Russow als intercellulares Plasma auf, Gardiner und Schenck jedoch als die chemisch veränderte äussere Zellwandschicht. Nach meinen Beobachtungen muss ich mich am ehesten der letztern Ansicht zuwenden. Allerdings hat die Auskleidung oft etwelche Aehnlichkeit mit einem Plasmabeleg, unterscheidet sich aber von einem solchen durch hellere Färbung und die deutlich membranartige, meist homogene Beschaffenheit. Bei Behandlung einer Parenchymlamelle mit concentrirter Salpeter- und Schwefelsäure unter Erwärmen erhielt ich die vollständig intacte schlauchartige Einkleidung derselben, indem die Cellulose ganz und sogar die gewöhnlichen Mittellamellen beinahe vollständig verschwanden, während nur die unförmlichen Plasmamassen und das deutlich contourirte Häutchen zurückblieben. Bei der Maceration einer Zelllamelle mit dem Schulz'schen Reagens (chlorsaures Kali und Salpetersäure) verschwinden die Intercellularauskleidungen mehr oder weniger, was für das eigentliche Plasma nicht gilt. Einen Zusammenhang dieser Membran mit der Mittellamelle der anstossenden Zellen konnte ich jedoch nicht wahrnehmen; im Gegentheil erschien sie da, wo ein solcher hätte beobachtet werden müssen, sehr deutlich abgegrenzt und oft bei der Quellung der Cellulose nach aussen gewölbt. Da das Häutchen aber ebenso oft nach innen gestülpt blieb, konnte ich dabei nicht auf eine Quellung der sog. Eckleisten schliessen, die ich überhaupt nicht als Leisten, sondern als dreieckige Hohlräume auffassen musste. Es entspricht dies ganz den Angaben van Wisselingh's (86). Da ich zuerst ohne Kenntnisse der schon vorhandenen Abhandlungen diese Beobachtungen gemacht hatte, hatte ich auch diese Gebilde mit den verschiedenen Reactionen auf Kork geprüft, jedoch ohne deutliche Erfolge. Doch ist wohl nicht ausgeschlossen, dass durch die stete unmittelbare Berührung mit verhältnissmässig grossen Luftmassen die ursprüngliche Mittellamelle, die durch das Auseinanderweichen zweier Zellreihen sich spaltete, chemisch derart umgewandelt wurde, dass sie sich in manchen Punkten dem Verhalten der verkorkten Membran nähert. Alle Reactionen würden übrigens noch am ehesten die Annahme freilassen, dass wir es hier mit Pectaten zu thun haben, wie dies auch Mangin (91) vermuthet. Noch sei erwähnt, dass ich diese Auskleidungen auch in den wenigen, die Zelllamellen quer durchsetzenden Intercellularen beobachtete, hier aber meist weniger deutlich. Bei Nachprüfungen bei den übrigen hier behandelten Crassulaceen fand ich sie überall mehr oder weniger ausgebildet, nirgends aber so schön, wie bei Sempervivum.

An besonderen Bildungsstoffen sind die Sempervivum- und Echeveria-Arten ausserordentlich reich. In der Aussenwand der Epidermis ist bei einigen Arten, S. calcareum, hirtum, dolomiticum, körniger, oxalsaurer Kalk ausgeschieden. Sonst findet sich überall, meist in grossen Mengen im Zellsaft gelöst saurer apfelsaurer Kalk. Anthocyan trifft man ziemlich häufig, namentlich in der Basis, den Rändern und der Spitze des Blattes und zwar meist in ganz besondern zerstreut liegenden Zellen, welche durch ihre Grösse und meist auch durch stärkere Lichtbrechung auffallen; doch, während dieser Farbstoff nicht stets an diese Zellen gebunden ist, gibt es andere Stoffe, durch die ausschliesslich die Idioblasten ausgezeichnet sind. Im Uebrigen unterscheiden sich dieselben von den anderen Zellen nur wenig (vergl. Fig. 2*a* und *b*); sie sind stets mit lebendem Inhalt erfüllt, ihre Zellkerne sind verhältnissmässig gross, ihre Chlorophyllkörner nur in kleiner Zahl und von geringer Grösse.

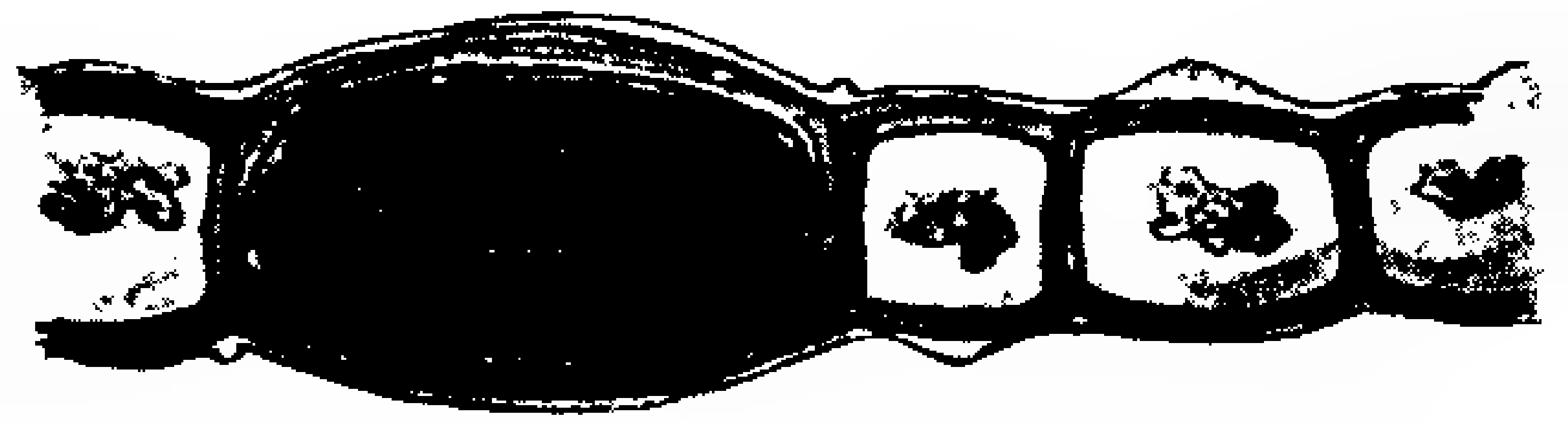


Fig. 5. Parenchymlamelle von Semp. assimile. Flächenschnitt nach Behandlung mit Jod und Schwefelsäure.

Zuerst wies ich in diesen Zellen Gerbstoff nach und zwar meist in sehr grosser Menge. Bei Behandlung von Schnitten mit Jod und Schwefelsäure erhielt ich eine schöne goldgelbe, bis röthliche Färbung, die auf einem der Membran scheinbar direct anliegenden Niederschlag beruht (vergl. Fig. 5) und die ich daher zuerst für eine Korkreaction ansah. Ich prüfte deshalb auch mit anderen Reactionen auf Verkorkung. Mit dem Schulze'schen Macerationsgemisch erhält man ebenfalls eine schöne gelbe, mit Osmiumsäure eine schwarzgraue Färbung, Cuprammoniumoxyd gibt einen dunkelbraunen Niederschlag, Safranin und Cyanin werden etwas gespeichert. Nun trat aber bei Zufügen von Kalilauge eine ganz unerwartete Reaction ein: der Inhalt der grossen Zellen färbte sich rasch schön indigoblau, die Farbe wurde immer intensiver, es bildeten sich Concretionen und schliesslich erstarrte die ganze Masse zu einem tiefblauen bis violetten Klumpen, der beim Zerdrücken rissig zersprang und in kleine Stücke zerfiel. Auch hier glaubte ich zuerst noch einen membranartigen Niederschlag vor mir zu haben, da die einzelnen Stücke tafelartig schienen, doch kam ich bald von dieser Ansicht ab. Ich liess nämlich die Zellen zuerst plasmolysiren, fügte dann rasch Kalilauge zu und beobachtete nun, dass der blaue Niederschlag in der Vacuolenflüssigkeit eintrat, die sich allerdings gleichzeitig auf ihr normales Volumen ausdehnte. Trat die Substanz an einem Ende in die Zelle ein, so bemerkte man im Zellsaft eine von diesem Punkt ausgehende, durch feine Körnchen oder Kügelchen markirte Welle, die *sich langsam unter lebhafter Bewegung* durch die Vacuole hindurch fortpflanzte, die indigoblaue Färbung hinter sich zurücklassend. Die Erstarrung der Masse trat erst allmählich ein. Es war nun zunächst möglich, einfach an eine alkalische Reaction des meist in diesen Zellen gelösten Authocyans zu denken. Einerseits sprach zwar schon die im Vergleich zu der hellrothen Farbe viel intensivere Blaufärbung dagegen, andererseits konnte ich aber auch direct beobachten, dass die *Reaction oft nicht eintrat*, wo Anthocyan in grösserer Menge vorhanden war, oder dass wohl anfangs ein hellblauer Ton erschien, der aber sofort wieder verschwand; so namentlich in den rothen Epidermiszellen.

Dieselbe Blaufärbung erhält man auch mit Natronlauge, während Chlorammonium und Borax keine Reaction geben. Soda bringt nur in den anthocyanhaltigen Zellen einen schwachen und bald wieder verschwindenden blauen Ton hervor.

Durch Schwefelsäure werden die blauen Concretionen sofort entfärbt und es tritt dafür ein rothbrauner, später dunkelbrauner Niederschlag auf. Salpetersäure färbt sie wie Essigsäure hellroth, dann hellviolett und zuletzt braun. Borsäure führt den blauen Ton allmählich in schwarzblau, violett und braun über.

Die Zellen, die diesen Niederschlag geben, finden sich hauptsächlich in der der Epidermis unmittelbar anliegenden Parenchymschicht, weshalb sie am besten nach Abziehen der Epidermis an Flächenschnitten zu beobachten sind. Doch zeigen nicht alle durch ihre Grösse ausgezeichneten Zellen diese Färbung, bei manchen tritt an Stelle derselben ein dunkelbrauner Niederschlag auf, was jedenfalls auf den vorhandenen Gerbstoff zurückzuführen ist. Bei anderen hinwiederum treten beide Färbungen neben einander ein, so dass ein Gemisch von braun und blau entsteht. Bei längerem Liegenlassen der tingirten Schnitte verschwindet oft die Blaufärbung oder lässt die Braunfärbung deutlicher hervortreten.

Ich erhielt diese Reaction nicht nur bei ausgewachsenen Blättern, sondern meist schon in den allerjüngsten der Rosette, die oft dadurch schon von blossem Auge dunkelblau erscheinen. Bei Nachprüfung fand ich die Färbung auch bei Sedum altissimum, namentlich in der gerbstoffreichen Epidermis und bei Crassula portulacea in der zweiten Epidermis und zerstreut im Parenchym. Dass es aber keine Gerbstoffreaction sein kann, beweist gerade das Verhalten von Sedum dendroideum, welches, trotzdem es zahlreiche gerbstoffführende Zellen aufweist, keine Blaufärbung zeigt.

Th. Bokorny (90) behandelt in einem Aufsatz: „Zur Kenntniss des Cytoplasmas“ einige Reactionen in Zellen von Echeveria. Bei Durchsicht dieser Arbeit sah ich bald, dass er es mit den oben erwähnten, hauptsächlich subepidermalen Zellen zu thun hatte, die sich hier noch in grösserer Menge als bei Sempervivum finden. Nur beobachtete er hiebei die von ihm besprochenen Granulationserscheinungen nicht im Zellsaft, sondern im Cytoplasma. Doch wies später (92) P. Klemm nach, dass sie thatsächlich im Zellsaft auftreten; dieser Autor wendet sich auch dagegen, dass die sogenannten „Proteosomen“ von Bokorny, die bei Behandlung mit $1^{0}/_{00}$ Coffeïnlösung auftreten, aus Eiweiss beständen, da sie beim Aufkochen in dieser Lösung verschwinden und der entstehende Niederschlag in Alkohol löslich sei.

Die Eiweissreactionen sind aber in der That in diesen Zellen meist sehr auffällig, wie ich mich selbst überzeugte. So gibt namentlich das Raspail'sche

Reagens (Zucker und Schwefelsäure) prächtig blutrothe Concretionen im Zellsaft. Klemm macht ferner auf eine andere Reaction in diesen Zellen aufmerksam, von der er auf Anwesenheit von Phloroglucin schliesst. Mit dem Lindt'schen Reagens (1. T. Vanillin, 100 T. Wasser, 100 T. Alkohol und 600 T. concentrirte Salzsäure) erhält man nämlich einen intensiv rothen Niederschlag, der, wie ich bemerkte, beim Zerdrücken ebenfalls rissigen Bruch zeigt, wie die blauen und gelben Niederschläge mit Kalilauge resp. Jod und Schwefelsäure. Sowohl diese Rothfärbung als die Blaufärbung verschwindet, wenn die Schnitte in Wasser ausgewaschen werden, indem der Niederschlag in diesem löslich ist. Doch erscheint die Farbe meist wieder bei neuem Zufügen des Reagens und verschwindet erst bei mehrmals wiederholtem Auswaschen mehr oder weniger.

An Sempervivum-Arten beobachtete ich auch folgendes Verhalten bei Verletzen der Blätter durch Schnittwunden. Die der Verletzung zunächst gelegenen 4—6 Zelllagen schrumpfen zusammen, während die nun folgende verkorkt und zwar direct, nicht durch Bildung neuer, erst verkorkender Zellen. Auch die folgende und eventuell noch eine dritte Lage verkorkt so, erst weiter innen tritt nach einiger Zeit ein eigentliches Phellogen auf, das zu den vorhandenen Schutzschichten noch einige weitere hinzufügt. Bei Verletzungen senkrecht zur Längsaxe des Blattes besteht nach Eintrocknen der obersten Schichten die nächste Thätigkeit der Pflanze hauptsächlich darin, die grossen Intercellularen abzuschliessen. Dies geschieht dadurch, dass in einer tieferen Schicht die in einer Fläche liegenden Zellen der verschiedenen angeschnittenen Lamellen sich tangential ausdehnen, unter Umständen sogar durch Eingehen von Theilungen, bis ein lückenloser Verband erzielt ist (Fig. 6), worauf erst die Verkorkung eintritt. Oberhalb und unterhalb dieser Schicht lassen sich noch deutlich die durch Intercellularen getrennten Lamellen erkennen.

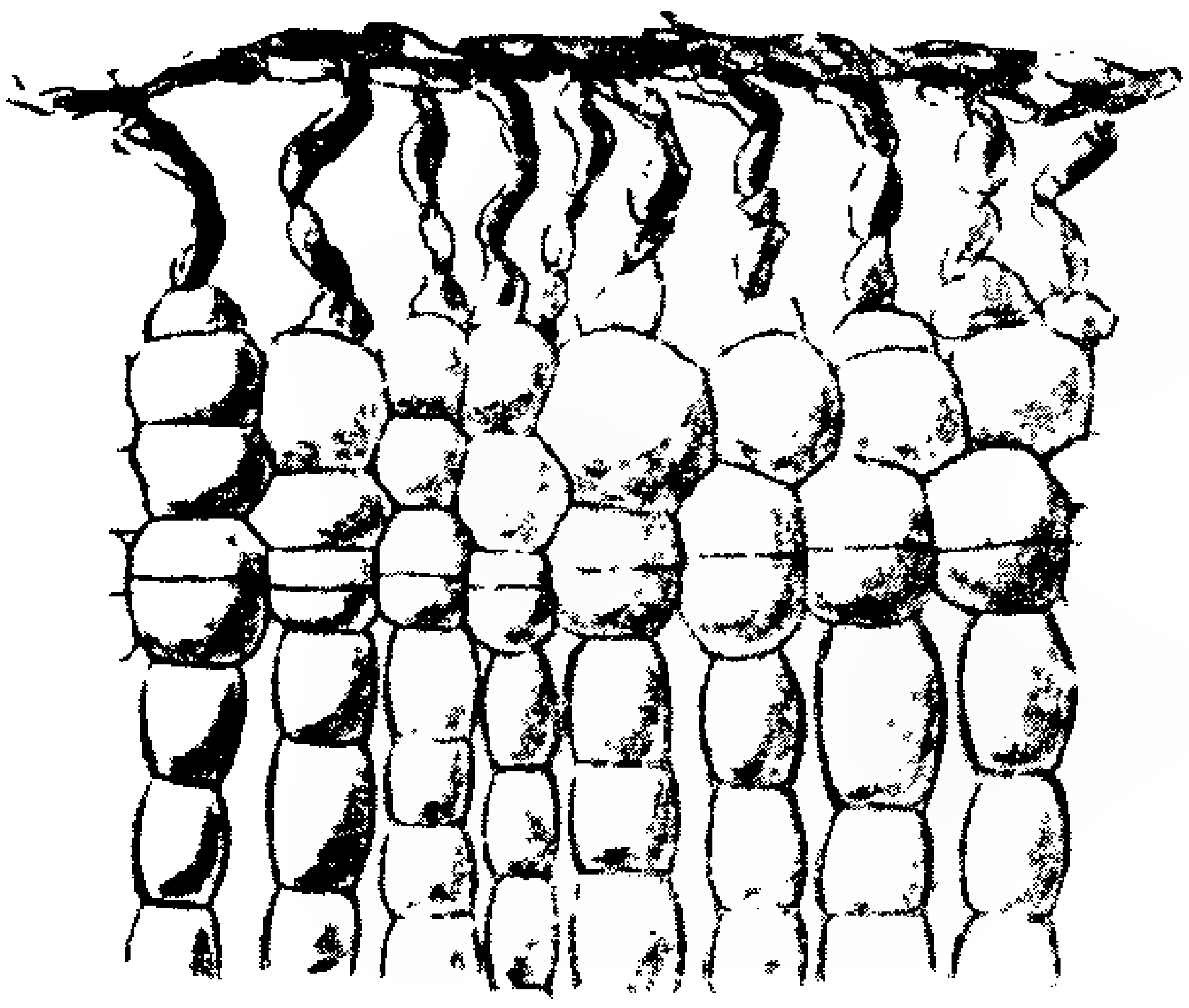


Fig. 6. Wundkork von Sempervivum. Flächenschnitt; etwas schematisch.

2. Mesembryanthemum curviflorum.

Die Gattung Mesembryanthemum ist schon mehrfach Gegenstand anatomischer Untersuchungen gewesen; hauptsächlich Falkenberg (76), Regnault und de Bary machten auf ihre Eigenthümlichkeiten aufmerksam. Eine Monographie über dieselbe wurde von Dannemann (83) verfasst.

M. curviflorum stellt so ziemlich den Normaltypus der Mesembryanthemen dar. Der Spross enthält ein lockeres, zum Theil grosszelliges Mark mit verkorkten Rhaphidenschläuchen. Daran schliessen sich, entsprechend der decussirten Blattstellung zwei Paare Gefässbündel, von denen das eine stärker entwickelt ist als das andere. Ausserhalb desselben folgt der eigenthümliche geschlossene Meristemring, welcher nach innen Holzelemente, bei dieser Art fast nur sklerenchymatische Fasern und hin und wieder kleine Phloëmgruppen erzeugt, während er nach aussen ein nur wenige Zelllagen dickes grünes Parenchym, die secundäre Rinde abscheidet. Hierauf folgen mehrere Schichten eines collenchymatischen Gewebes, das zur primären Rinde gehört, dessen äusserste später Phellogen wird und durch eine massige Korkbildung das ganze übrige Gewebe abschneidet. Die tangentialen Wände dieser Korkzellen stehen, wie Dannemann erwähnt, alternirend zu einander, so dass die Zellen dem durch das Dickenwachsthum entstehenden Tangentialzug durch zickzackförmige Fältelung der Radialwände nachgeben können. Ich bemerkte jedoch bei der untersuchten Art, dass dieses Mittel nur kurze Zeit ausreicht, das Zerreisen der Rinde zu verhindern, dass aber dann, wenn durch den Zug die letztmögliche radiale Abplattung der Zellen erfolgt war, was gewöhnlich nach Ausbildung von etwa zehn Korklagen eintrat, das erste Cambium seine Thätigkeit einstellte und die nächstfolgende Schicht der primären Rinde Phellogen wird.

Die durch diese Korkzone abgeschnittenen Zellcomplexe werden allgemein als primäre Rinde bezeichnet. Wir hätten also hier den ausserordentlichen Fall vor uns, dass der Kork, statt wie gewöhnlich in einer der äussersten Zellschichten derselben, in einer der innersten entsteht. Wenn wir aber nun einerseits beobachten, dass diese sogenannte primäre Rinde bei manchen Arten (M. curtum, hamatum, perfoliatum) in ihrem Bau absolut dem Blatte entspricht, indem nicht nur regelrechte Palissaden sich darin finden, sondern auch meist aus dem darüberliegenden Blatte Gefässbündel in dasselbe hinabsteigen und auch die charakteristischen „Wasserzellen“ nicht fehlen, und wir andererseits gerade bei den angeführten Arten von dem Punkte, wo die Blattränder der gegenüberstehenden Blätter zusammenstossen, eine Rinne bis zum folgenden Knoten hinablaufen sehen, so scheint mir kein Grund vorhanden, diese sog. primäre Rinde nicht einfach als Basalstück der Blätter anzusehen oder vielleicht besser als herablaufenden Theil derselben. Die eigentliche primäre Rinde wäre dann das tiefer liegende Collenchym, eine Gewebeart, die sich ja oft an der Peripherie des Stengels findet; während die ursprüngliche Epidermis infolge der engen Verwachsung von Spross und Blatt ihre Selbständigkeit eingebüsst hätte. Am ungezwungensten erscheint natürlich diese Annahme bei den stengellosen und den diesen nahestehenden Formen der Mesembryanthemen; doch liessen sich aus diesen wieder leicht die angeführten M. curtum etc. und daraus die typisch strauchigen ableiten. Man kann gerade darin vielleicht einen Wegweiser sehen, um die Entwickelung dieser Gattung auf anatomischer Grundlage zu erforschen. Interessant ist, dass bei manchen strauchigen Formen das Periderm dann wirklich in einer ausserhalb des Collenchyms gelegenen Schicht erzeugt wird. Wir hätten diese Thatsache dann so zu deuten, dass die stengelumfassenden Blattstücke bei ihrer intimen Verbindung mit der Sprossaxe wirklich im Verlauf Function und Bedeutung der primären Rinde erlangt haben,

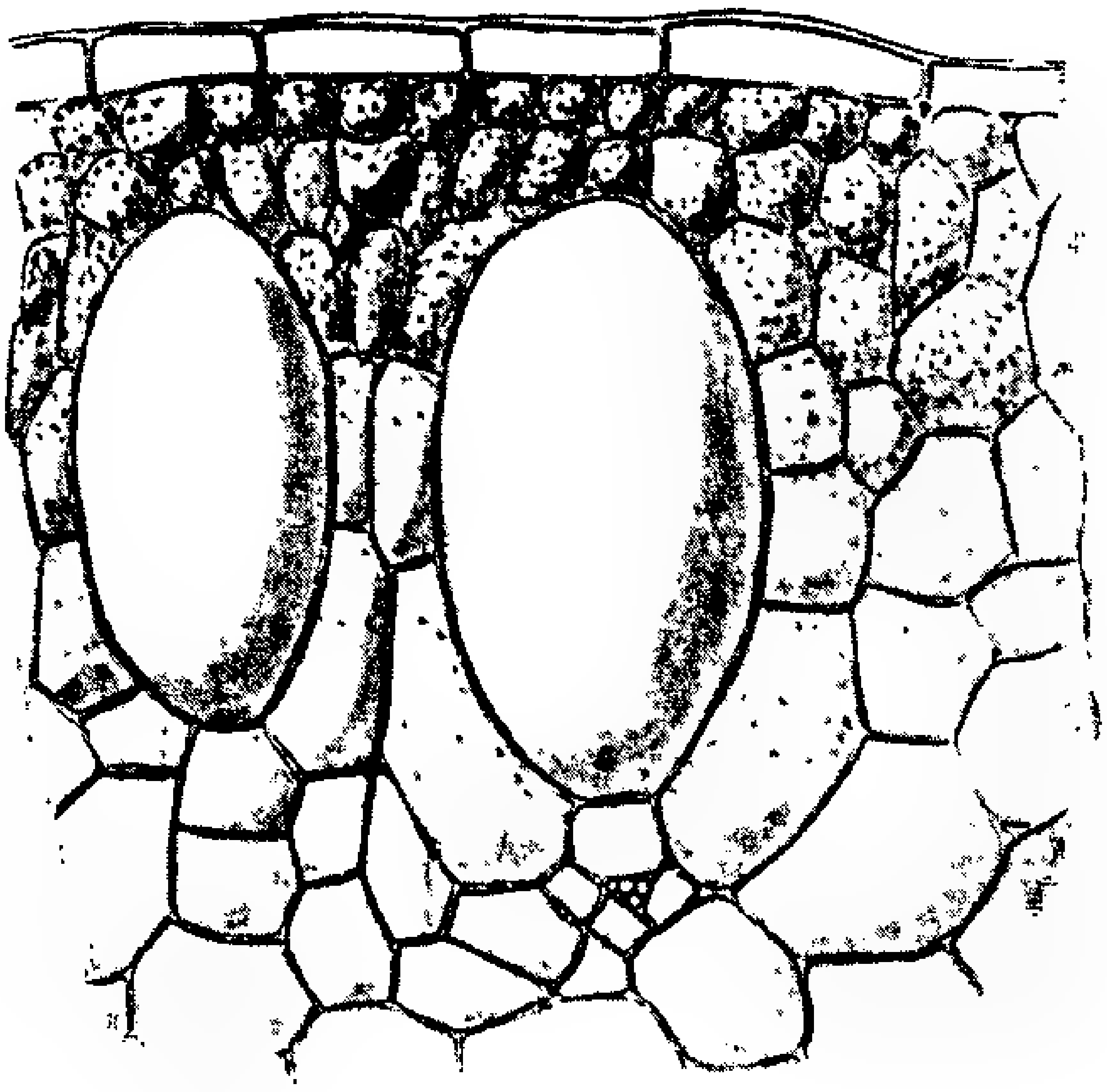


Fig. 7. Mesembryanthemum curviflorum. Theil eines Blattquerschnittes.

und daher das Bestreben bemerkbar wird, das Phellogen nach aussen zu verlegen.

Die Blätter der untersuchten Art schliessen sich dem von Dannemann beschriebenen Typus von M. geminiflorum an. Sie sind bis 8 cm lang, dreikantig und sehr fleischig. Die Epidermis besteht aus ziemlich grossen, flachen Zellen mit nur schwach ausgebildeter Cuticula. Die kaum eingesenkten Spaltöffnungsapparate sind von zwei Nebenzellen umgeben. Die Epidermiswandungen sind gerade. Unterhalb des Hautgewebes findet sich eine 3—5 Zelllagen starke, schön chlorophyllgrüne Palissadenschicht von kleineren Zellen. In dieses Gewebe eingebettet liegen zahlreiche Idioblasten (Fig. 7), auf die ich nachher noch zu sprechen kommen werde. Nach innen folgt zunächst ein Kreis von kleinen Gefässbündeln, darauf das die ganze Blattmitte ausfüllende, zum Theil ausserordentlich grosszellige Wassergewebe, das kein Chlorophyll enthält. Das Centrum wird durch das Hauptblattbündel eingenommen, welches, aus zahlreichen in Reihen angeordneten Gefässen und darunter liegendem Phloëm bestehend, von collenchymatischem Gewebe im Halbkreis umgeben, in das Blatt eintritt und schon an sehr tiefer Stelle zwei Bündel nach den beiden oberen Blattkanten abgibt, welche sich in den oben erwähnten äusseren Gefässbündelkreis auflösen. Der letztere bildet ein fein verzweigtes Netz und hält sich stets in der Nähe der assimilirenden Zellen.

Die in grosser Zahl den Palissaden eingestreuten „Wasserzellen“ (Dannemann) zeichnen sich vor diesen hauptsächlich durch ihre Grösse aus, indem ihre Länge ungefähr der Dicke der ganzen Palissadenschicht entspricht. Dannemann erblickt ihre Function hauptsächlich darin, dass sie das dicke Blatt allseitig durchleuchten und bei Mangel an Wasser, solches an die Palissaden abgeben. Was die Durchleuchtung anbetrifft, so dürfte namentlich noch erwähnt werden, dass auch die directe intensive Sonnenbestrahlung, der diese Pflanzen in der Natur meist ausgesetzt sind, durch diese Einrichtung wesentlich gemildert werden kann, indem die Chlorophyllkörner, an die Radialwände der Zellen sich anlegend, vor dem zerstörenden Einfluss des directen Lichtes geschützt sind und dabei doch noch dasselbe ausnützen können mit Hilfe der lichtbrechenden Wasserzellen. Ob sie besonders auch zur Wasserabgabe an das Palissadengewebe befähigt sind, ist eine andere Frage, da, wie Dannemann selbst anführt, beim Austrocknen des Blattes diese Zellen sehr lange turgescent bleiben und als kleine Knötchen auf der Oberfläche sichtbar werden. Es dürfte dies um so fraglicher sein, als, wie ich sogleich erwähnen werde, diese Gebilde durch verkorkte Membran ausgezeichnet sind. Ich glaube daher viel eher, dass die Function dieser Zellen neben der Durchleuchtung diese ist, als stark turgescente mechanische Stützen das Assimilationsgewebe vor zu raschem Zusammensinken zu schützen, also ähnlich den bekannten Strebepfeilern in den Blättern von Hakea.

Auch Dannemann gibt nun an, dass diese Zellen „manchmal“ verkorkte Wände besitzen; als Beispiel dafür, dass dies jedoch nicht immer der Fall sei, führt er M. curtum an. Bei meinen Untersuchungen fand ich nun aber stets eine Suberinlamelle vor, auch bei dem Stock von M. curtum, der mir im botanischen Garten zur Verfügung stand. Umgekehrt fand ich die im Wasser- und Chlorophyllgewebe häufigen Rhaphidenzellen, mit Ausnahme derjenigen im Mark des Stammes, selten verkorkt. E. Zacharias (79) erwähnt diese Zellen auch und nennt als Beispiel einer Art, deren „Wasserzellen“ nicht, deren Rhaphidenschläuche aber verkorkt seien M. praepingue. Da mir gerade diese Art nicht zu Gebote stand, konnte ich mich von diesen Verhältnissen nicht selbst überzeugen. Bei den von mir untersuchten Arten verhielt es sich aber stets umgekehrt. Chlorophyll war in diesen „Wasserzellen“ nicht vorhanden; wohl aber überzeugte ich mich durch sorgfältige Versuche von der Anwesenheit vom Zellkern und Plasmaschlauch. Die wegen der Korklamelle allerdings nur schwer mit concentrirter Salpetersäure erreichbare Plasmolyse und die Kernfärbung überzeugte mich vom Leben dieser Körper. Wie die Behandlung mit Jod und Schwefelsäure lehrte, besteht die Membran aus einer inneren Cellulosehülle, die wegen des gehinderten Eintretens der Reagentien oft nur schwer sichtbar zu machen ist, und einer äusseren Suberinlamelle. Wurden Blattstücke mit concentrirter Schwefelsäure gekocht, so wurde das ganze übrige Gewebe zerstört, nur die Plasmaschläuche, die Cuticula und die „Wasserzellen“ blieben erhalten, letztere von einem violettrothen bis dunkelbraunen Niederschlag angefüllt. Es war nun noch die Frage zu entscheiden, ob diese Zellen auch nach der Verkorkung noch wachsthumsfähig seien. Zu diesem Zwecke untersuchte ich jüngere Blätter und verglich die Grösse der verkorkten „Wasserzellen“ mit ihren definitiven Dimensionen im ausgewachsenen Blatte. Das Resultat war folgendes. Bei einer Blattlänge von 0,7 cm massen die grössten verkorkten Zellen 170 × 220 μ, im Blatt von 5 cm die kleinsten dagegen schon 225 × 280 μ. Es ergibt sich also schon durch Vergleich der Extreme unzweifelhaft ein Wachsthum dieser Zellen.

Zur Uebersicht füge ich noch eine kleine Tabelle bei.

Tabelle 1. Grösse der verkorkten Wasserzellen von M. curviflorum bei verschiedenem Alter des Blattes (in μ).

Blattlänge	Grösse der verkorkten Zellen (μ)		
	im Max.	im Min.	im Mittel
0,7 cm	170 × 220	100 × 140	130 × 190
1,5 cm	140 × 310	140 × 210	150 × 260
2,0 cm	250 × 350	180 × 250	220 × 280
5,0 cm	250 × 350	220 × 280	230 × 310

Wie allerdings die Korkmembran, die ja nach den Untersuchungen von Schwendner fast undehnbar ist, diesem Wachsthum, wie es hier constatirt ist, nachgibt, ist eine ungelöste Frage; die einzige Möglichkeit wäre, hier an ein wirkliches Wachthum der Lamelle durch Intussusception zu denken. Dass der Zellinhalt auch nach Erreichung der definitiven Grösse noch lebendig ist, habe ich schon oben behauptet auf Grund von Kernfärbung, Plasmolyse und Korkreaction, die ich an ein und derselben Zelle ausführte; darin läge also keine Schwierigkeit. Ueberdies ist die Wachsthumsfähigkeit der Korkmembran auch schon postulirt worden und war durch M. Koeppen (89) in einer Untersuchung über das Verhalten der Rinde unserer Laubbäume während der Thätigkeit des Verdickungsringes. Bei Quercus pedunculata wies derselbe nach, dass die gebildeten Korkzellen nachträglich, ohne ihren Radialdurchmesser zu verkleinern, ja sogar unter Verdickung ihrer Tangentialwände, sich in die Breite strecken, woraus er schliesst, dass auch diese Zellen noch lebendig seien.

Als Eigenthümlichkeit der Zellen des Wassergewebes ist noch zu erwähnen, dass ich in den meisten derselben nicht nur einen, sondern 2—5 Zellkerne beobachtete, welche durch directe Kerntheilung entstanden zu sein scheinen.

Als besonderer Inhaltsstoff ist auch bei dieser Pflanze Gerbstoff zu nennen, der fast ausschliesslich auf die besprochenen „Wasserzellen“ localisirt ist und hier alle Reactionen typisch erkennen lässt. In eben diesen Zellen finden sich im jugendlichen Zustand oft sphärische Drusen, die sich in Essigsäure und kalter Schwefelsäure nicht, wohl aber in heissem Wasser, Alkohol und warmer Schwefelsäure lösen. In zahlreichen Zellen sowohl der Blattmitte als der Palissadenschicht finden sich oft sehr grosse Rhaphidenbündel aus oxalsaurem Kalk, während gelöste Kalksalze fehlen. Die Säure, welche hier in freiem Zustand in ziemlich beträchtlichen Mengen vorkommt, ist nach Aubert (91) meist Oxalsäure.

II. Theil. Untersuchung der in feuchter Luft gezogenen Pflanzen.

Zur Beantwortung der Frage, welchen Einfluss die Feuchtigkeit des umgebenden Mediums auf die Entwickelung des pflanzlichen Organismus ausübt, sind noch relativ wenige experimentelle Untersuchungen angestellt worden. Viele Arbeiten, die dieses Problem berührten, beschränken sich auf die Vergleichung solcher Pflanzen, die wegen ihres verschiedenen Standorts in der Natur gewisse Abweichungen von einander erwarten liessen. Doch wird man auf diesem Wege zu einer sicheren Lösung kaum gelangen können, weil in der Natur viel zu viele, oft schwer zu erkennende und noch schwerer graduell vergleichbare Factoren stets vereint wirken, so dass es ausserordentlich schwierig zu entscheiden ist, welchem unter diesen Factoren in erster Linie die anatomischen Eigenthümlichkeiten zu verdanken sind. Hier hat das Experiment einzugreifen, das die Frage präcis stellt und die Natur sozusagen zwingt, nur darauf zu antworten.

Eine der umfassendsten Arbeiten dieser Art ist von Kohl (86) unter dem Titel: „Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Entwickelung pflanzlicher Gewebe“ veröffentlicht worden. Doch auch dieser Forscher wendet sich noch mehr der Betrachtung von Pflanzen verschiedener Standorte zu und gibt von seinen Experimenten nur die allgemeine Methode und in groben Zügen die Resultate an. Er cultivirte hauptsächlich Tropaeolum majus, Lysimachia nummularia und Hedera Helix und zwar unter vier verschiedenen Bedingungen:

1. feuchter Boden und trockene Athmosphäre,
2. feuchter Boden und feuchte Athmosphäre,
3. trockener Boden und trockene Athmosphäre,
4. trockener Boden und feuchte Athmosphäre.

Die Resultate bei Tropaeolum majus waren folgende:

bei 1. dicke Cuticula, radial gestreckte Epidermiszellen, darunter zwei stark collenchymatische Zellschichten;
„ 2. dünne Cuticula, tangential gestreckte Epidermiszellen mit dünnen Wänden, kein Collenchym;
„ 3. dicke Cuticula, stark radial gestreckte Epidermiszellen, weniger Collenchym als bei 1.;
„ 4. dünne Cuticula, cubische Epidermiszellen, Collenchym kaum vorhanden.

Die Blattgrössen verhielten sich bei den vier Versuchen wie 4:5:1:3.

Darnach leitet Kohl folgende Erscheinungen als directe Wirkung der verminderten Transpiration ab: Steigerung des Zellturgors, infolge dessen tangentiale Streckung namentlich der oberflächlichen Gewebe, Abplattung der Epidermiszellen und Vergrösserung der Intercellularen. Ferner Verminderung des mechanischen Gewebes und der Gefässelemente. Aeusserlich unterschieden sich seine in feuchter Luft gewachsenen Pflanzen von denjenigen, die in trockener gezogen waren, durch längere Internodien und Blattstiele, grössere Blattspreiten, dünnere Organe, verminderte Behaarung und geringere Ausmodellirung.

Wenn ich nun auch im Folgenden die Mehrzahl dieser Beobachtungen auch für die von mir untersuchten Pflanzen einfach bestätigen könnte, so werde ich doch bei dem oder jenem Punkte etwas länger verweilen, um einmal ein womöglich vollständiges Bild von den Veränderungen bei einer bestimmten Pflanzengruppe, den Fettpflanzen, zu geben und um durch die angeführten genauen Messungen und Wägungen die Unterschiede zahlenmässig darzulegen und damit fassbarer zu machen.

Ueber meine Art der Versuchsanstellung habe ich in der Einleitung zu dieser Arbeit schon das Wichtigste erwähnt, wo weitere Erörterungen nöthig sind, werden dieselben im Verlauf der Untersuchung ihren Platz finden.

Es wird aus dem Folgenden hauptsächlich die Thatsache zu entnehmen sein, dass die Pflanze, sobald ihre Transpiration durch irgend welche Mittel erschwert wird, durch zweckentsprechende Veränderung ihres Baues dieselbe dennoch auf die offenbar für ihre Existenz nothwendige ursprüngliche Grösse zu bringen im Stande ist. Es wird sich auch daraus wieder die Ansicht begründen lassen, welche Stahl (93, 94 und 96) auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen namentlich an tropischen Gewächsen zuerst betont hat, nämlich dass die Transpiration ein äusserst wichtiger Factor im Leben der Pflanze darstellen muss. Wenn auch von vornherein nicht ausgemacht ist, ob es der Pflanze im Grunde nicht nur darum zu thun ist, die genügende Intensität des Gasaustausches zu erreichen und sie dabei die Steigerung der Transpiration nur als nothwendiges Uebel mit in den Kauf nimmt, so werde ich doch Gelegenheit haben, verschiedene Beobachtungen zu erwähnen, die es wahrscheinlich erscheinen lassen, dass auch der Wasserverdunstung allein schon eine wichtige Rolle zukommt.

1. Veränderungen des äusseren Habitus.

Bringt man eine der oben besprochenen Pflanzen oder einen beblätterten Zweig derselben in einen wasserdampfreichen Raum und sorgt entweder durch schwache Nährlösung (0,1—0,2 % Knop) oder durch Einstecken in Erde für weitere Nahrungszufuhr, so machen sich bald schon gewisse äussere Veränderungen an den Versuchsobjekten bemerkbar. Am deutlichsten sind dieselben zunächst bei Sedum dasyphyllum zu verfolgen. Nach wenigen Tagen beobachtet man nämlich, dass die Vegetationsspitze mit den jüngsten Blattanlagen, statt wie bisher tief verborgen unter den schon entwickelten Blättern zu bleiben, herauszutreten beginnt, indem das jüngste Internodium sich ganz gewaltig in die Länge streckt. Dieses Längewachsthum beschränkt sich nicht nur auf den obersten Theil des Stengels, sondern greift allmählich auch auf die tiefer liegenden Internodien zurück, so zwar, dass das jüngste entsprechend seiner noch grösseren Wachsthumsfähigkeit die grösste Länge erreicht. Während die normalen Internodien bei dieser Art nur 2—3 mm betragen, entstehen in feuchter Luft solche von 10—25 mm Länge und darüber (Fig. 8). Ebenso auffallend wie bei Sedum dasyphyllum ist diese Erscheinung auch bei Sedum altissimum, während sie bei Sedum dendroideum und Crassula portulacea, sowie Mesembrianthemum curviflorum weniger ausgeprägt ist. Im Grunde genommen ist dies auch nicht anders zu erwarten, da sich die zuletzt angeführten Arten lange nicht so sehr durch gedrungenen Wuchs und sich dicht deckende Blätter auszeichnen, wie die beiden ersteren. Die Streckung der Stengelglieder geht also offenbar hervor aus einem Bestreben der Pflanze, der Transpiration äusserlich möglichst wenige Hindernisse entgegenzusetzen und daher die bei ihr vorhandenen, früher zweckentsprechenden, aus dem Wege zu räumen.

Causal ist diese Erscheinung vielleicht aufzufassen als die Folge einer Turgorsteigerung in den Zellen des Stengels. Bei der Uebertragung in feuchte Luft wird plötzlich die Transpiration ganz bedeutend herabgedrückt; infolge dessen stockt der Saftstrom, und die noch wachsthumsfähigen Theile, also vornehmlich die jüngeren Internodien, geben dem durch den gesteigerten Turgordruck ausgeübten Reiz durch Streckung ihrer Elemente nach. Natürlich wird diese Verlängerung um so auffälliger sein, je weniger Zellelemente auf den Querschnitt fallen, also am deutlichsten bei den dünnstengeligen Formen (Sedum dasyphyllum), am wenigsten bei denjenigen mit dickerem Stengel (S. dendroideum). Interessant ist übrigens, dass die Streckung der Internodien nur während einer gewissen Zeit vor sich geht, offenbar nur so lange, als die daran sitzenden Blätter noch mehr oder weniger Form und Struktur der gewöhnlich ausgebildeten haben, während zugleich mit dem neu auftretenden veränderten anatomischen Bau des Blattes das sich bildende Internodium wieder geringere Dimensionen beibehält, ohne freilich je wieder bei der ursprünglichen stehen zu bleiben. So ist z. B. die Länge des Internodiums bei Sedum altissimum unter normalen Verhältnissen 1—3 mm; nach kürzerem Aufenthalt in feuchter Luft beträgt sie 4—10,

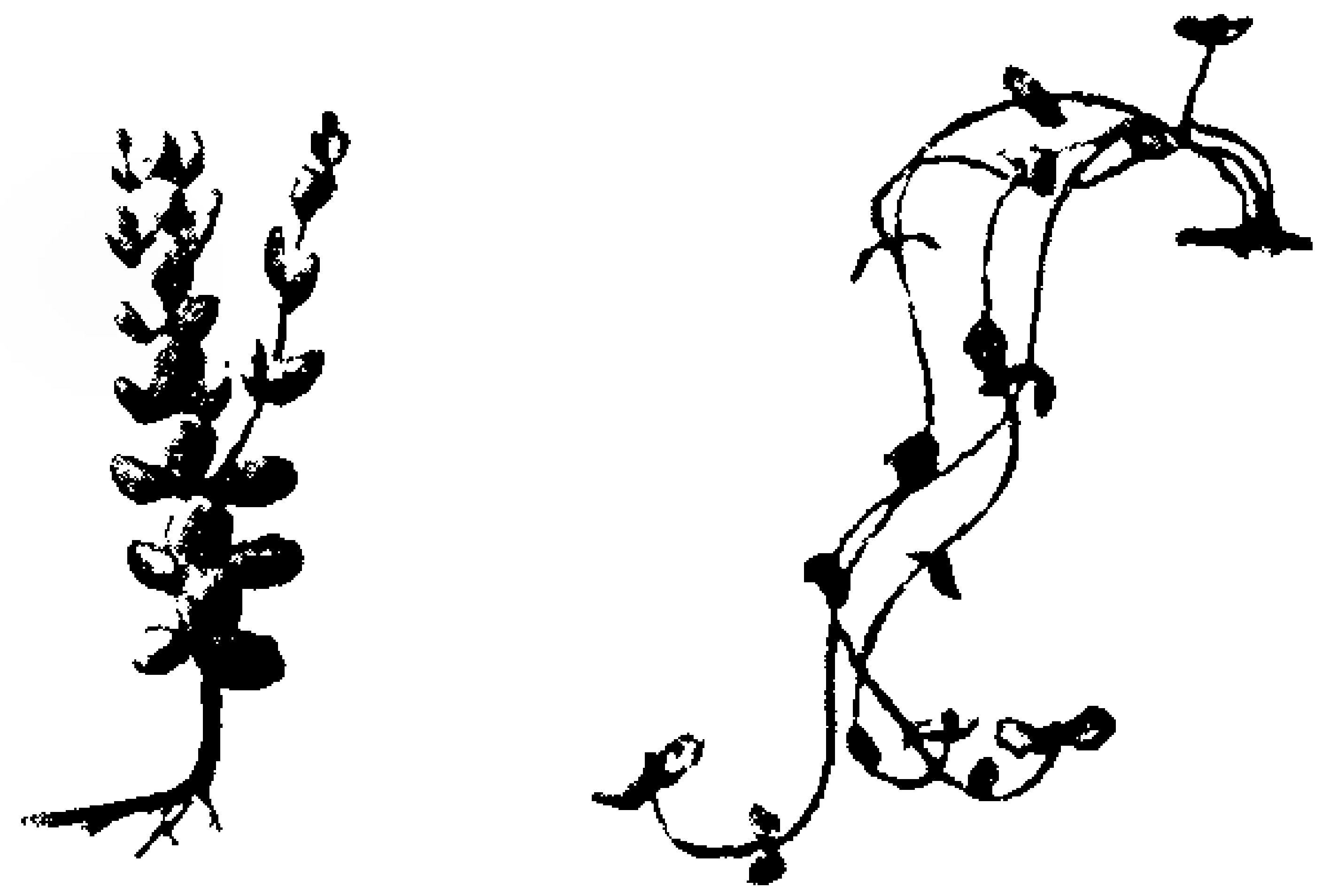


Fig. 8. Sedum dasyphyllum. Normal und bei Cultur im feuchten Raum.

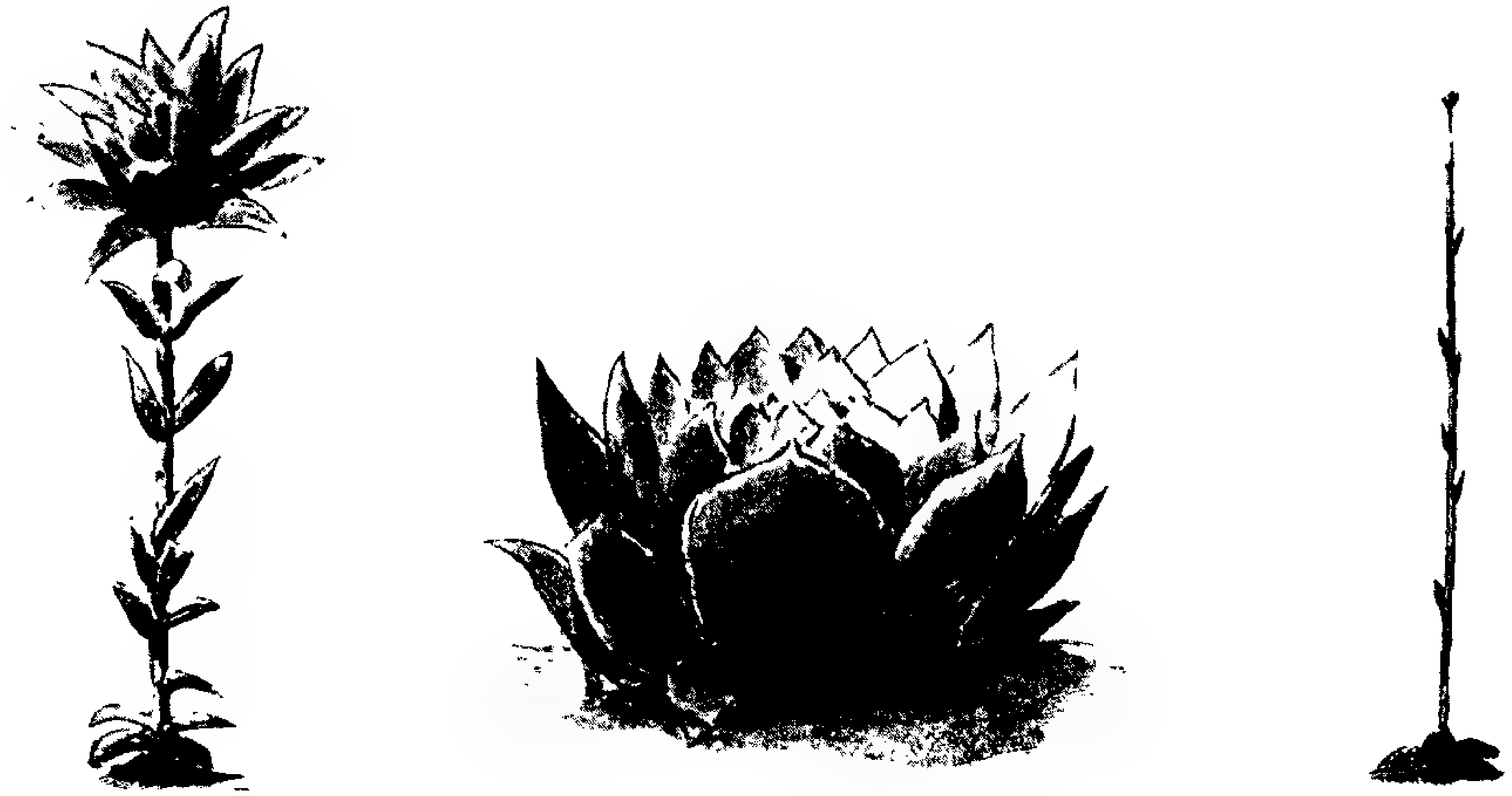


Fig. 9. Sempervivum assimile, 1. normal, 2. nach längerem Aufenthalt im feuchten Raum, 3. im feuchten, verdunkelten Raum gewachsen.

nach längerem 2½—5 mm. Sehr auffallend ist dieses Verhalten auch bei Sempervivum assimile, das in der ersten Zeit nach Einwirkung des veränderten Mediums lange, normal beblätterte Sprosse treibt, die einige Aehnlichkeit mit den Ausläufern oder mit den dickschäftigen Blüthenträgern zeigt. Erst nach längerer Zeit wird dann an der Spitze dieses Zweiges wieder eine eigentliche Blattrosette ausgebildet, die sich von den gewöhnlichen nur durch ihren lockeren Wuchs, die meist ausgebreiteten Blätter und Form und Bau dieser Organe unterscheidet (Fig. 9).

Dieses Auswachsen der Stengelglieder, wie es auch im Dunkeln stattfindet, wird von **Palladin** (90) dadurch zu erklären gesucht, dass, während im Licht die grünen Blätter stärker transpiriren als der Stengel und sich infolge der dadurch bedingten raschen Stoffzufuhr besser entwickeln, im Dunkeln hinwieder dieser Farbenunterschied seine physiologische Bedeutung und Wirkung verliere und darum der Stengel, der eine grössere Oberfläche habe (?), stärker transpirire und den Blättern das Wasser vorwegnehme. Diese Erklärung steht aber an und für sich schon auf sehr schwankenden Füssen und wird durch die oben angeführte Thatsache, dass dieselbe Erscheinung im feuchten Raume auch im Licht eintritt, vollends als unhaltbar erwiesen. Auch eine direkte Wirkung des Lichtes scheint hier ausgeschlossen zu sein. Erstens war die Aufstellung der Glasglocken für meine Versuche so gewählt, dass sie in Beziehnung auf Beleuchtung möglichst dem Standort der Controllpflanze entsprach, in gedämpftem, aber hellem Tageslicht; zweitens aber stellte ich zur Entscheidung der Frage noch gleichzeitige Versuche im Dunkeln und in stark gedämpftem Lichte an. Es zeigte sich, dass zwar thatsächlich auch durch Lichtmangel dieselbe Erscheinung hervorgerufen wird, dass aber die Pflanzen viel längere Internodien ausbildeten, wenn sie nicht nur in schwachem Licht, sondern gleichzeitig auch in feuchter Luft gezogen werden. Zum Vergleich diene folgende kleine Tabelle:

Tabelle 2. Entwickelung der Stengelglieder von Sedum dasyphyllum bei verschiedener Feuchtigkeit und verschiedener Lichtstärke. Länge in mm nach 14 Tagen.

1½ m vom Fenster		5 m vom Fenster	
in freier Luft	unter Glocke	in freier Luft	unter Glocke
3 6	6—14	5–8	10—20

Zu dem ist zu beachten, dass bei den meisten Culturen im Dunkeln zugleich auch ein mehr oder weniger feuchter Raum geschaffen wird, indem dazu meist übergestülpte Blechkapseln benützt werden oder Dunkelschränke, die auch rascher dampfgesättigt sind als ein grösserer freier Raum. Es ist daher überhaupt wahrscheinlich, dass der Lichtentzug hier in erster Linie auch durch die damit verbundene Transpirationsverminderung, Spaltenschluss und unvollständige Ausbildung der Stomata wirkt, so dass also nur ein kleiner Rest auf Rechnung einer direct physiologischen Lichtwirkung zu bringen wäre. Zu einer ähnlichen Ansicht gelangt schliesslich auch Palladin (90) indem er sagt: Der Umstand, dass Keimpflanzen, auch wenn sie im Lichte gewachsen sind, an etiolirte Pflanzen erinnern, spricht gegen die Annahme, dass die Abwesenheit des Lichtes die Veränderungen bedinge, oder dass das Licht einen directen Einfluss auf das Wachsthum habe. Vielmehr wirke es zum grössten Theil nur dadurch, dass es die Transpiration erhöht und die Schnelligkeit des Wachsthums hemmt. Kraus (78) nimmt hinwieder nur eine das Wachsthum verzögernde Wirkung des Lichtes als Erklärungsprinzip; doch spricht auch Wiesner (89) die Ansicht aus, dass diese Wachsthumshemmung in letzter Linie auf die gesteigerte Transpiration zurückzuführen sei, die den Turgor herabsetze und wohl auch Plasmaveränderungen hervorrufe. Experimentell suchte dies Vesque (84) nachzuweisen, indem er Pflanzen im Dunkeln unter dem Einfluss strahlender Wärme zog, so dass die Transpiration derjenigen im Licht entsprach. In der That erhielt er in Beziehung auf die Ausbildung der Organe den normalen ähnliche Individuen. Immerhin ist zu einer normalen Entwickelung der Pflanze das Licht unbedingt nöthig, denn, wie Batalin (71) nachwies, findet das Wachsthumsmaximum nicht in vollständiger Dunkelheit, sondern bei schwachem Lichte statt, während nach diesem Autor im Dunkeln die Zelltheilung im Blatt gar nicht zu Stande kommt. Prantl (73) bestritt hinwieder die Richtigkeit dieser letztern Beobachtung. Er sucht den Grund des kümmerlichen Wachsthums der Blätter im Dunkeln einfach in einem anormalen Zustand dieser Organe, welcher wahrscheinlich von dem Mangel an gewissen Stoffen herrühre, zu deren Erzeugung das Licht unbedingt nothwendig sei. Wir werden also nicht fehlgehen, wenn wir diese letztere Auffassung für das Kleinbleiben der grünen Blätter und Herabsetzung der Transpiration für das Auswachsen der Stengelglieder geltend machen. Da also zwei der wichtigsten Functionen der Pflanze, Assimilation und Transpiration, infolge des Lichtmangels nicht oder nur ungenügend verrichtet werden können, so haben wir allen Grund, das eigentliche Etiolement als eine krankhafte Erscheinung anzusehen.

Zugleich mit dieser Streckung der Internodien geht noch eine andere äussere Veränderung vor sich. Bei allen untersuchten Arten zeigte sich nämlich, dass die Blätter ihre Lage gegenüber dem Stengel in folgender Weise veränderten. Als Beispiel diene hier Sedum altissimum. Während bei dieser Pflanze gewöhnlich die Blätter in sehr spitzem Winkel zum Stengel orientirt sind und sich so gegenseitig bedecken, beginnen sie sich nach längerem Aufenthalt in feuchter Luft von einander zu entfernen, nehmen eine wagrechte Lage ein und biegen sich zuletzt sogar ganz beträchtlich nach der Basis des Stengels zurück. Diese Erscheinung wird bekanntlich als Epinastie bezeichnet und hat allem Anschein nach denselben Zweck wie die oben beschriebene Streckung der Stengelglieder. Auch sie beruht jedenfalls auf einer Wachsthumserscheinung und zwar einem einseitigen Wachsthum der Blattoberseite, wie dies durch Messungen leicht nachzuweisen ist. Warum es gerade die Ober- und nicht die Unterseite ist, dafür kann ich keinen stichhaltigen causalmechanischen Grund geltend machen, nur so viel leuchtet ein, dass der dadurch erreichte Effect ein zweckmässiger ist, indem die weiter auseinandertretenden Blätter leichter transpiriren und zugleich auch die reichlich (bei Sempervivum sogar mehr als die Unterseite) mit Spaltöffnungen versehene Oberseite der freien Athmosphäre darbieten können. Es interessirte mich übrigens zu untersuchen, ob thatsächlich nur die Oberseite der Blattbasis einer solchen nachträglichen Ausdehnung fähig sei. Ich brachte daher eine schon epinastisch gewordene Blattrosette von Sempervivum assimile in einen durch Schwefelsäure trocken gehaltenen Raum und beobachtete, dass nun die Blätter wieder eine Rückwärtsbewegung machten und sich enger aneinander schlossen. Es könnte dies zwar auch auf einer Turgorverminderung der Zellen der Blattoberseite beruhen, doch liegt keine Veranlassung vor, hier nicht auch umgekehrt ein Wachsthum der Unterseite anzunehmen. Eine geotropische Krümmung ist bei diesen Vorgängen ausgeschlossen, da bei Versuchen an umgekehrten Rosetten die Ergebnisse ganz dieselben waren. Man kann übrigens diese Erscheinung auch in der Natur beobachten, indem die Blätter von Sempervivum bei feuchter Witterung sich von einander entfernen, um bei trockener wieder enger aneinander zu schliessen. Erst wenn sie ein gewisses Alter erreicht haben, verlieren sie die Fähigkeit, in dieser Weise auf die äusseren Einflüsse zu reagiren und bleiben dann meist nach unten gebogen in der Stellung, die sie entweder zuletzt selbst einnahmen oder in die sie durch die noch sich krümmenden Blätter gebracht wurden.

Epinastie sowohl als Verlängerung der Stengelglieder ist schon vielfach beobachtet und besprochen worden. So hat Wiesner (91) nachgewiesen, dass sich nicht alle Pflanzen gleich verhalten, indem die einen sowohl im feuchten Raum als im Dunkeln Stengelglieder ausbilden (Sempervivum tectorum), die andern weder im Etiolement noch im feuchten Raum (Plantago media), andere nur durch Etiolement und andere nur durch Cultur in feuchter Atmosphäre dazu gebracht werden können (Taraxacum officinale resp. Capsella bursa pastoris). Die Epinastie dagegen tritt fast stets unter beiden Bedingungen ein.

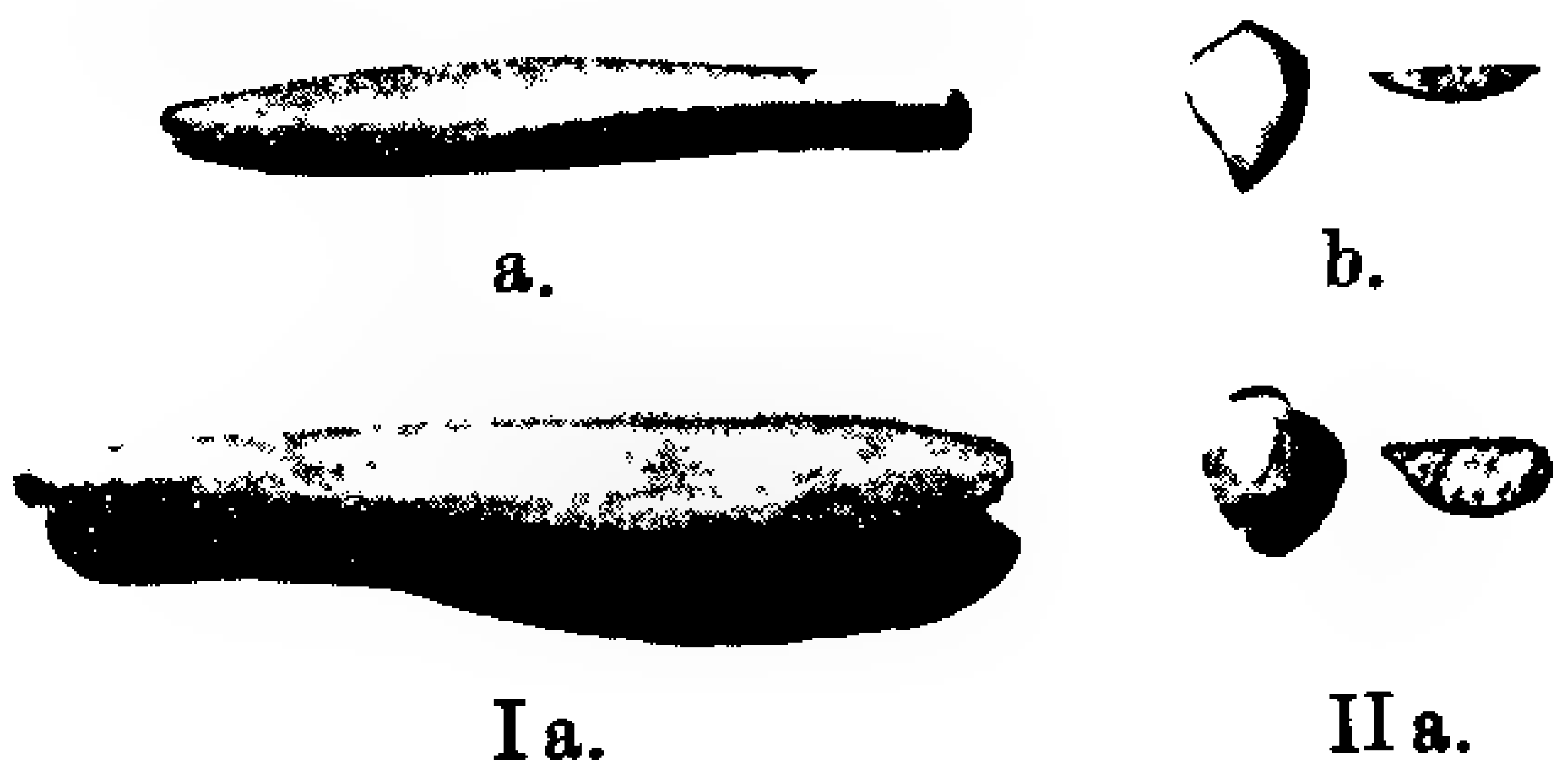


Fig. 10. I. Blatt von Sedum dentroideum, II. Blatt von Sedum dasyphyllum. a. Normal, b. feucht gewachsen.

Während sich diese Beobachtungen auf das Verhalten der beim Uebergang in das veränderte Medium schon mehr oder weniger ausgebildeten Organe bezogen, fassen wir nun diejenigen Unterschiede ins Auge, durch welche sich die erst in feuchter Luft neugebildeten auszeichnen. Dass auch hier noch die Internodien verhältnissmässig länger als bei den normalen Pflanzen sind, habe ich schon oben angedeutet. Interessant sind nun aber die Formveränderungen des Blattes. Bei Sedum altissimum und S. dendroideum fällt namentlich auf, dass die vorher besonders bei der ersteren Art äusserst succulenten Blätter viel flacher geworden sind. Die dicken, walzenförmigen Gebilde des gewöhnlichen S. altissimum haben im Querschnitt flachovalen Organen Platz gemacht, die sich ausserdem von jenen noch durch grössere Länge und hellere Farbe unterscheiden. Bei S. dendroideum ist man beinahe im Zweifel, ob man das in feuchter Luft gebildete Blatt als succulent bezeichnen darf (Fig. 10, I). Hier fällt besonders auch auf, dass die grösste Breite des Blattes gegenüber den gewöhnlichen Verhältnissen stark nach vorn gerückt ist, mit andern Worten, dass sich die Anlage eines deutlichen Blattstiels erkennen lässt. Sedum dasyphyllum bildet statt seiner dicken fast kugeligen Blätter flache, aber noch ziemlich fleischige Gebilde aus, die ungefähr birnförmige Gestalt besitzen und ebenfalls beinahe einen Blattstiel unterscheiden lassen (Fig. 10, II). Mesembryanthemum curviflorum bleibt bei seinen dreikantigen Blättern, gibt denselben aber eine viel grössere Länge (7,5—10 statt 5—8 cm) und kleineren Querschnitt. Auch die Blätter von Sempervivum unterscheiden sich von den gewöhnlichen durch verhältnissmässig grössere Länge und kleinere Breite, sowie durch hellgrünere Färbung und Fehlen des Erythrophylls.

Es macht sich also allgemein die Tendenz geltend, die Succulenz zu vermindern und die Oberfläche zu vergrössern um eine möglichste Steigerung der Transpiration herbeizuführen. Auf die eigentlichen Ursachen dieser Erscheinung werde ich bei Besprechung der anatomischen Veränderungen zu reden kommen. Hier seien nur noch die zahlenmässigen Verhältnisse der Blattoberfläche zum Blattgewicht bei einigen der cultivirten Arten angeführt.

Tabelle 3. Grösse der Blattoberfläche bei verschiedenem Feuchtigkeitsgehalt der Luft.

Bezogen auf 1 g Blattsubstanz, in cm^2

bei	normal	ziemlich feucht	sehr feucht
S. dendr.	10,0	18,2	22,7
S. altiss.	13,5	30,8	—
Semperv. ass.	11,1	—	27,0
Echeveria stolonifera	9,52	17,5	
Mesembr. curvifl.	12,8	16,1	

Die in der mittleren Reihe angeführten Werthe gelten für Pflanzen, die ohne weitere Bedeckung im Warmhause standen oder im Laboratorium nur mit einer Glasglocke bedeckt waren; die „sehr feucht“ gehaltenen Pflanzen waren im Warmhaus unter doppelter Glasglocke.

2. Veränderungen des anatomischen Baues.

Wie nach den eben beschriebenen äusseren Veränderungen zu erwarten war, zeigte sich nun auch bei mikroskopischer Untersuchung der in feuchter Luft gewachsenen Pflanzentheile eine recht bedeutende Abweichung von den entsprechenden Verhältnissen bei den normal gezogenen. Um genauere Vergleichungen zu ermöglichen, nahm ich auf Längs-, Quer- und Flächenschnitten genaue Messungen vor, aus welchen sich die Schlüsse viel objectiver ableiten liessen als durch bloss oberflächliche Vergleichung. Ich setze daher zunächst einige Beispiele dieser Messungen in Tabellen hin.

Die Einheit der hier angeführten Mittelwerthe ist bei den mit (a) bezeichneten $= 2{,}5\,\mu$, bei den mit (b) $= 6{,}8\,\mu$ und bei denjenigen mit (c) $= 15\,\mu$. Ich unterlasse es, diese Zahlen selbst umzurechnen, da es einerseits nur auf den Vergleich der entsprechenden Werthe ankommt und andererseits die so erhaltenen grossen Zahlen für Tabellen unbequem wären und auch eine der Wirklichkeit nicht entsprechende Genauigkeit vortäuschen würden. Die Anzahl der Spaltöffnungen wird ausgedrückt durch die Menge der im Gesichtsfeld der schwächsten Vergrösserung. (c) = ca. 3 mm² sichtbaren Stomata.

A. Dimensionen der Epidermiszellen.

1. Querschnitt.

Tabelle 4.

	Blatt (a)				Stamm (b)		Cuticula d. Blattes (a)		
	S. dendr.	S. altiss.	Crass. port.	Mes. curv.	S. dendr.	Crass. port.	S. dendr.	S. altiss.	Semp. a.
Normal . . .	18×8	30×14	11×7	13×9	10×2,5	7×3,5	1,3	1,7	1,8
Feucht i. Laborat.	27×12	18×8			10×4,5		0,7	0,8	0,7
Warmhaus, Sand	25×12	27×8	13×6	23×11		7×10	0,7	0,9	1
„ feucht, hell	22×10	25×14	16×7		12×6,5		0,5	0,7	0,7
„ „ dunkel	14×10				5,5×4,5		0,7		0,5
Zimmer, trocken	15×8						1		

2. Flächenschnitt.

Tabelle 5.

	Blatt (b)		Stamm (b)	
	S. dendr.	S. altiss.	S. dendr.	Crass. port.
Normal	11 × 4,5	13 × 13	8 × 2,5	9 × 8
Feucht im Laborator. . .	13 × 7,5	13 × 13	12 × 8	
Warmhaus, Sand	27 × 14	17 × 10	12 × 9	13 × 8
„ feucht, hell	13 × 5	17 × 8,5		
„ „ dunkel . . .	22 × 8		22 × 5,5	
Zimmer, trocken	7 × 3			

B. Dimensionen der Schliesszellen.

Flächenschnitt (a).

Tabelle 6.

	S. dendr.	S. altiss.	Mes. curv.
Normal	12 × 7	12 × 9,5	18 × 12
Feucht im Laborator. . . .	13 × 10	13 × 10	
Warmhaus, Sand	11 × 9,5	11 × 9,5	26 × 19
„ feucht, hell	12 × 9	12 × 9,5	
„ „ dunkel	9,5 × 8,5		
Zimmer, trocken	9 × 8		

C. Anzahl der Stomata.

Flächenschnitt (c).

Tabelle 7.

	S. dendr.		S. altiss.		Crass. port.		Semp. a.		Mes. curv.
	Ob.	Unt.							
Normal	80	95	70	95	90	70	90	85	51
Feucht im Laborator. .	105	120	75	80			60	55	22
Warmhaus, Sand . .			55	65	160	130	80	70	
„ feucht, hell . .	65	75	85	70	110	100	70	50	
„ „ dunkel . .	30	10					35	45	
Zimmer, trocken . . .	5	30							

D. Parenchymzellen. Dimensionen.

1. Querschnitt.

Tabelle 8.

	Blatt (b)		Stamm (b)	
	S. dendr.	S. altiss.	S. dendr.	Crass. port.
Normal	18 × 13	23 × 13	15 × 15	8 × 9
Feucht im Laborator. . .	9 × 9	10 × 10	14 × 14	
Warmhaus, Sand	20 × 17	19 × 13		9 × 10
„ feucht, hell	14 × 14	15 × 15	16 × 16	
„ „ dunkel . . .	5 × 5		7 × 7	
Zimmer, trocken	22 × 10			

2. Flächenschnitt. Stamm (b).

Tabelle 9.

	Mes. curv.	S. altiss.
Normal	28 × 13	15 × 14
Warmhaus, Sand	50 × 11	23 × 9

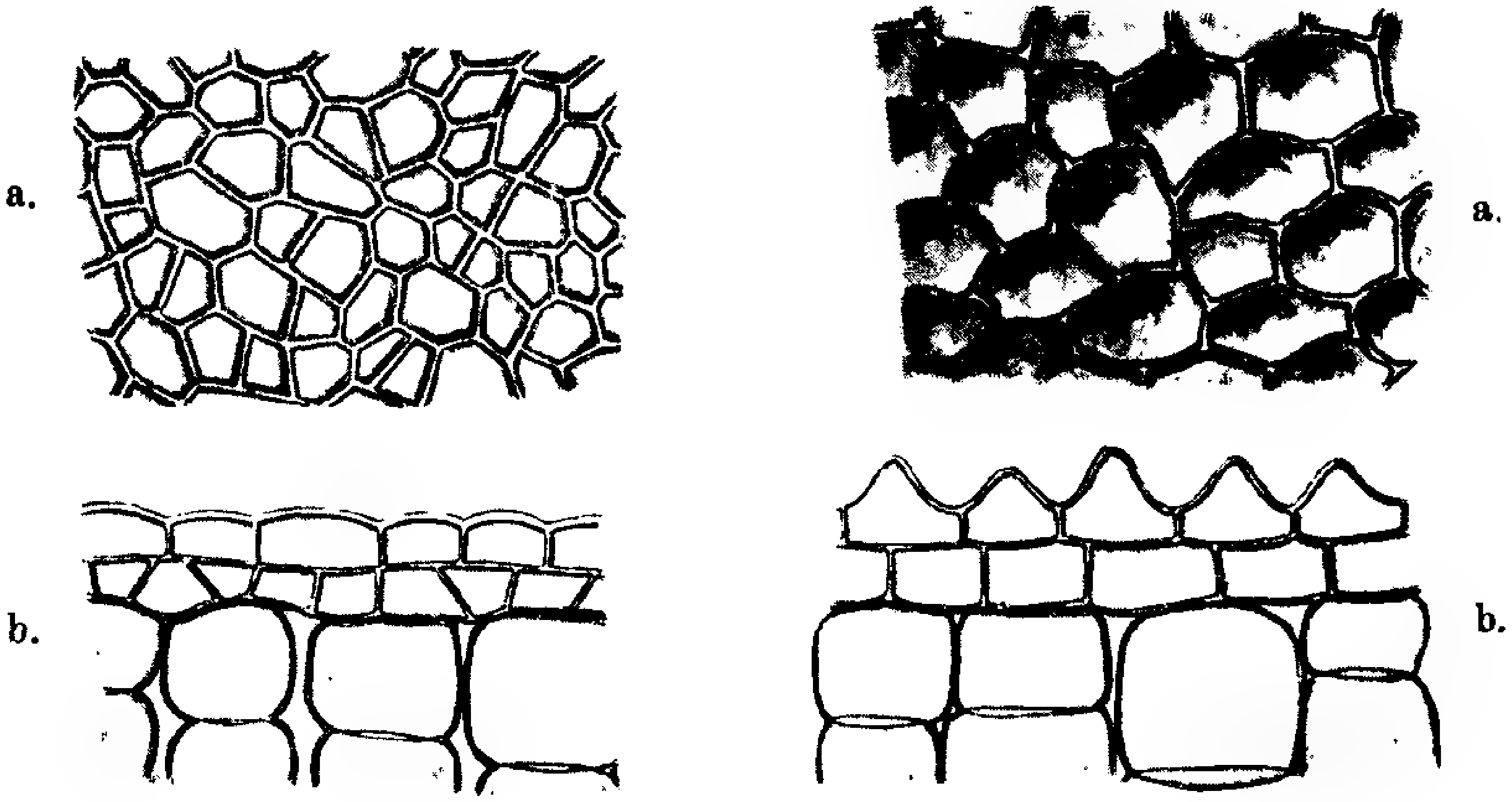
E. Verhältniss der Dicke der Lamellenschicht zum übrigen Gewebe des Blattes.

Querschnitt.

Tabelle 10.

	S. dendr.	S. altiss.	Semp. a.
Normal	1 : 2	10 : 9	13 : 16
Feucht im Laborator. . . .	1 : 1	3 : 2	27 : 25
Warmhaus, Sand	3 : 4	8 : 5	35 : 38
„ feucht, hell	1 : 1	13 : 10	6 : 5
„ „ dunkel	1 : 2,5		1 : 1
Zimmer, trocken	2 : 3		
„ sehr trocken und dunkel	1 : 4		

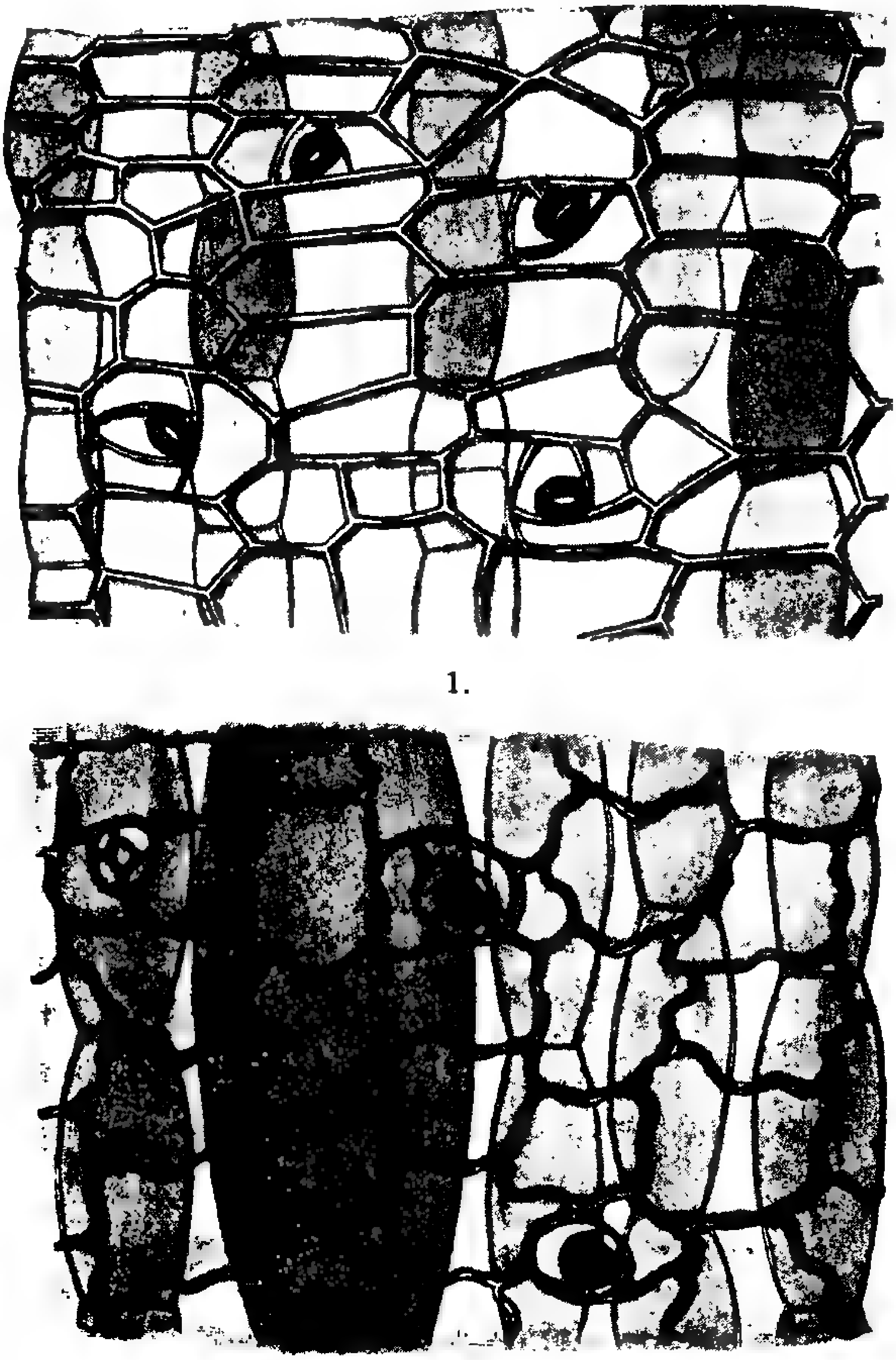
Betrachten wir zunächst die Epidermiszellen, so geht aus den Messungen in erster Linie hervor, dass die, allerdings schon im gewöhnlichen Zustand nur wenig verdickte Aussenwand derselben an Dicke noch einbüsst, wenn die Pflanze in feuchtem Raume wächst. Die übrigen Grössenverhältnisse dieses Gewebes differiren auf Querschnitten sehr stark. Wenn daher auch die Zahlen der einzelnen Rubriken, trotzdem sie Mittelwerthe darstellen, nicht ohne Weiteres unter einander zu vergleichen sind, so ergibt sich doch wenigstens bei Crassula portulacea und Mesembryanthemum sehr deutlich, dass, wie dies auch Kohl anführt, das Verhältniss zwischen Länge und Breite der Zellen zu Gunsten des Tangentialdurchmessers um so mehr verschoben wird, je feuchter die umgebende Luft war. An den Epidermiszellen des Stammes tritt schon im Licht, an denjenigen des Blattes aber nur im Dunkeln die umgekehrte Verschiebung ein, was aber wohl seinen Grund in der hiebei besonders begünstigten Längsstreckung der Zellen in der Richtung der Axe hat. Die Flächenansicht der Blätter lässt eine mehr oder weniger ausgesprochene allseitige Dehnung der Epidermiszellen erkennen.



1. 2.

Fig. 11. Crassula portulacea. Epidermis. — 1. Normal. 2. Feucht gewachsen. a. Flächenansicht. b. Querschnitt.

Bevor ich zu den tiefer liegenden Geweben übergehe, ist hier noch eine Erscheinung zu erwähnen, die bei mehreren Arten in sehr auffälliger Weise zu Tage tritt. Wie die Mehrzahl der Fettpflanzen, besitzen nämlich auch die von mir untersuchten Arten, mit Ausnahme etwa von Sedum dasyphyllum, gerade Epidermiswandungen. Diese Verhältnisse ändern sich nun aber, wenn die Pflanzen in feuchter Luft gezogen werden. Sowohl Sedum dendroideum als Sempervivum assimile (Fig. 12) bilden nämlich nunmehr stark gewellte Wände aus. Crassula portulacea verhält sich insofern etwas anders, als es nicht nur die Radialwände etwas fältelt, sondern bei den meisten Zellen auch die Aussenwand papillenartig vorstülpt, so dass die mikroskopische Flächenansicht Aehnlichkeit mit der eines papillenbesetzten Blumenblattes erhält (Fig. 11).


1.

2.

Fig. 12. Sempervivum assimile. Epidermis. Flächenansicht. 1. Normal, 2 feucht gewachsen.

In geringerem Grade macht sich die letztere Erscheinung auch bei Mesembrianthemum bemerkbar, das sonst gerade Radialwände beibehält. Die Wellung der Epidermiszellen wird oft auch bei Schattenblättern und auf der Blattunterseite von Pflanzen beobachtet, die sonst gerade Epidermiswände ausbilden; doch ist es offenbar verkehrt, hier einen directen Einfluss des Lichtes suchen zu wollen, vielmehr wird gerade durch meine Versuche bewiesen, dass wir hier nichts anderes als eine Wirkung der verminderten Transpiration vor uns haben. (Ueber diese Erscheinung bei Schattenblättern vgl. E. Mer, 83.) Versuchen wir nun, uns die Sache causal zu erklären. Da die Epidermiszellen infolge ihrer Lage in erster Linie von dem umgebenden Medium beeinflusst werden, so wird sich auch zuerst von allen Gewebeelementen in ihnen die schon von Kohl bei Culturen in feuchter Luft constatirte Tendenz geltend machen, die Wandungen zu vergrössern. Das Einfachste wäre nun ein Hervorwölben der äusseren Wand, der ja der geringste Widerstand entgegensteht — wir sehen dies in der That bei Crassula eintreten — oder eine radiale Streckung der Radialwände, wie sie auch überall in geringerem Grade zu constatiren ist. Warum nun aber gerade in tangentialer Richtung, also da, wo der Widerstand der grösste sein muss, die stärkste Dehnung zu erkennen ist, dafür vermag ich keinen causal-mechanischen Grund namhaft zu machen. Vesque (84) nimmt zur Erklärung der Fältelung eine durch Verdunstung hervorgerufene negative Spannung in der Zelle und gewisse Druckverschiebungen im Zellverbande an, doch ist die erstere bei den vorliegenden Versuchen offenbar nie vorhanden gewesen, und die letztere anzunehmen ist, abgesehen davon, dass dies willkürlich wäre, unnöthig, da bei einem Wachsthum der Seitenwände ohne gleichzeitige Vergrösserung der Ober- und Unterfläche nur Fältelung zu Stande kommen kann. Jedenfalls ist der Anstoss zu diesem Wachsthum eher in einem stärkeren als in einem verminderten Turgor zu suchen, obschon es andererseits unrichtig ist, wie dies Kohl thut, durch Turgorsteigerung schlechthin das Auswachsen der Zellen „erklären“ zu wollen. Auffallend ist nun aber, dass die Wellung um so intensiver eintritt, je mehr das Blatt von seiner Succulenz einbüsst, und dass umgekehrt bei mehr oder weniger gleich bleibender Succulenz die Papillenbildung eintritt (Crassula und Mesembrianthemum). Es scheint dieser Erscheinung also doch auch eine directe physiologische Bedeutung zuzukommen. Vesque (83) ist der Ansicht, dass Wellung die Epidermiszellen zur Wasserspeicherung geeigneter mache, da sie dann ihr Volumen leichter verändern könnten; doch ist diese Erklärung im vorliegenden Falle offenbar nicht am Platze. Auch die gewöhnliche Ansicht, dass Wellung der Wände ein Schutzmittel gegen tangential wirkende Kräfte sei, glaubte ich zuerst hier nicht anwenden zu können. Die oben angeführte Beobachtung, die sich auch bei Untersuchung normal gewachsener, verschieden succulenter Pflanzen bestätigte, machte mir die Sache jedoch begreiflich. Stark succulente Pflanzen, wie Cacteen, Stapelien, Crassula, Echeveria, Mesembryanthemum, besitzen in der That stets gerade Epidermiswände, während nur schwach succulente, wie Bryophyllum calycinum, Sedum Sieboldii u. a. gewellte aufweisen. Je dünner das Blatt ist, desto mehr ist es genöthigt, sich durch Wellung der Radialwände gegen tangential wirkende Kräfte zu schützen. Dieser Schutz wird um so nothwendiger, je ärmer das Blatt sonst an mechanischen Elementen ist, was ja gerade bei den Fettpflanzen und in besonders hohem Grade bei den in feuchter Luft gezogenen der Fall ist. Dass im Dunkeln auch in sehr feuchter Athmosphäre die Wellung unterblieb, scheint lediglich auf den äusserst geringen Entwickelungsgrad der Blätter unter diesen Verhältnissen zurückzuführen zu sein, da auch im Licht die jungen Blätter diese Erscheinung noch nicht zeigen. Eine Bestätigung dieser Beobachtungen und deren Erklärung liefern auch die Untersuchungen von R. Anheisser (1900), welcher bei den meisten schattige Standorte vorziehenden einheimischen Gewächsen gewellte Epidermis in Verbindung mit dünner Blattspreite vorfand. Ganz möchte ich übrigens die Deutung von Vesque nicht verwerfen, vielmehr scheint sie mir gerade bei dem normalen Sedum dasyphyllum, das ausnahmsweise trotz seiner Succulenz gewellte Epidermiszellen besitzt, am Platze zu sein. Diese Pflanze musste ihre aus verhältnissmässig wenig Zellen zusammengesetzten Blätter ganz in den Dienst der Wasserspeicherung stellen und darum auch die Epidermis darnach ausrüsten.

Die Form der Spaltöffnungen ändert sich bei der Feuchtcultur nicht. Dass diese Apparate bei gleichzeitigem Aufenthalt der Pflanzen im Dunkeln rudimentär bleiben, ist jedenfalls allein auf Rechnung der Abwesenheit des Lichtes zurückzuführen, das auch nach früheren Untersuchungen zur Bildung der Stomata nothwendig ist, indem z. B. Mer (86) und Dufour (86) nachwiesen, dass Schattenblätter weniger Spaltöffnungen besitzen als Sonnenblätter. Die Anzahl variirt bei den einzelnen Species in scheinbar regelloser Weise. Während z. B. Crassula eine beträchtliche Zunahme bei Feuchtcultur aufweist (110—160 und 100—110 statt 90 resp. 70) bei ungefähr gleich bleibender Grösse der Schliesszellen, zeigt Mesembryanthemum eine Abnahme (19—23 gegenüber 50—52) bei Vergrösserung der einzelnen Apparate. Die Sedum- und Sempervivum-Arten zeigen, wenigstens in der ersten Zeit nach ihrer Verpflanzung, in feuchter Luft eher eine Abnahme der Anzahl der Stomata. Man darf aber bei der Beurtheilung dieser Thatsachen die oben erwähnte ausserordentliche Oberflächenvergrösserung nicht aus dem Auge lassen. Wenn daher auch durch die relative Streckung des ganzen Blattes und der einzelnen Elemente desselben die Spaltöffnungen auf gleicher Oberfläche im Vergleich zu den normalen Pflanzen weiter aus einander gerückt erscheinen, so muss man doch bedenken, dass dafür auf die gleiche Menge Blattsubstanz eine viel grössere Oberfläche kommt, so dass im Verhältniss zu ersterer die Anzahl der Stomata eine grössere sein wird. Nehmen wir z. B. Sempervivum assimile, so entfallen hier im normalen Zustand auf 1 g Blattsubstanz 11,1 cm^2 Blattoberfläche, bei Cultur im feuchten Raum jedoch 27 cm^2. Um die Anzahl der Spaltöffnungen, die auf dasselbe Blattgewicht kommen, zu erhalten, wären also die in der Tabelle angeführten Werthe noch mit 2,43 zu multipliciren, wodurch das Verhältniss gerade umgekehrt würde (normal 90 und 85, feucht 170 und 120). Bei einer derartigen Umrechnung wäre überall eine bedeutende Vermehrung der Schliessapparate zu finden, wo wenigstens nicht wie bei Mesembryanthemum derselbe Effect schon durch Vergrösserung derselben erreicht würde. Man ersieht aus diesen Betrachtungen, wie verkehrt es im Grunde ist, die Anzahl der Stomata immer nur auf die Oberflächeneinheit zu beziehen, während es doch gerade diese Organe sind, die den Gasaustausch der tiefer liegenden Gewebe ermöglichen. Bei der Transpiration kommt es nur auf den relativen Wasserverlust an; es ist aber klar, dass aus einem Gefäss, dessen Wände mit Löchern versehen sind, in einer bestimmten Zeit ein um so grösserer Bruchtheil des Inhaltes verloren geht, je kleiner der letztere ist. Bei dünnblätterigen Pflanzen mag die gewöhnliche Vergleichung noch statthaft sein, sobald wir es aber mit einem dickeren Blatte zu thun haben, werden die so erhaltenen Zahlen physiologisch ganz unverständlich. So schien es immer auffallend, dass die Succulenten, die doch sonst allgemein Xerophytencharakter tragen, so zahlreiche Spaltöffnungen aufweisen. Bezogen auf die Oberflächeneinheit ist dies in der That der Fall, nicht aber, wenn die Zahlen auf die Gewichtseinheit umgerechnet werden. Die in obigen Tabellen angeführten Zahlen stammen nun aber überdies von Messungen her, die an den ersten in feuchter Luft neugebildeten Blättern vorgenommen wurden. Bei späteren Zählungen nach halbjährigem Aufenthalt der Pflanzen in dem neuen Medium, waren die Verhältnisse noch ganz andere, indem nun meist schon bezogen auf gleiche Oberfläche eine grössere Anzahl von Stomata zu constatiren war. Es erklärt sich dies wohl daraus, dass zuerst unter dem Einfluss der feuchten Luft mehr nur die Epidermiselemente vergrössert und dadurch die Spaltöffnungen aus einander gerückt wurden, während nach längerer Einwirkung derselben immer mehr solcher Apparate neu angelegt wurden. Bei Mesembrianthemum scheinen sogar auch die Schliesszellen nur in der ersten Zeit ausgedehnt worden zu sein, während spätere Messungen wieder Uebereinstimmung mit den normalen Verhältnissen ergaben bei grösserer Zahl.

Die Zählungen an den in feuchter Luft ausgewachsenen Blättern boten folgende Ergebnisse:

Tabelle 11. Anzahl der Spaltöffnungen nach halbjährigem Aufenthalt der Pflanzen in feuchter Luft.

Bei *Sedum dendroideum:*

	Gewicht des Blattes	Oberfläche des Blattes	Es entfallen		Es entfallen Spaltöffnungen			
			auf 1 cm²	auf 1 g	auf ca. 3 mm²		auf ca. 0,0034 g	
	g	cm²	g	cm²	Obers.	Unters.	Obers.	Unters.
Normal . . .	1,54	13,3	0,116	8,63	100—110	90—100	100—110	90—100
Warmhaus, Sand	0,254	4,48	0,052	17,64	150—160	140—150	300—320	280—300
Feucht i. Labor.	0,17	3,64	0,047	21,4	160—170	110—120	400—425	270—295
Wrmh., fcht., hell	0,11	2,95	0,037	26,8	80—90	120—130	250—280	370—400
Bei *Sempervivum assimile:*								
Normal . . .	0,625	6,44	0,097	10,3	90—100	60—70	90—100	60—70
Warmhaus, Sand	0,04	1,0	0,04	25,0	180—190	120—125	430—460	290—315
„ feucht, hell	0,033	0,88	0,036	26,6	160—170	120—130	420—450	310—340

Bei *Mesembrianthemum curviflorum:*

	Gewicht des Blattes	Oberfläche des Blattes	Es entfallen		Grösse der Stomata (a)		Es entfallen Stomata	
			auf 1 cm²	auf 1 g			auf ca.	auf ca.
	g	cm²	g	cm²	L.	Br.	3 mm²	0,0035 g
Normal	0,291	2,45	0,119	8,42	22—24	14—16	50	50
Warmhaus, Sand, älteres Blatt . .	0,315	3,0	0,105	9,52	25—28	18—19	40	44
„ Sand, jünger. Blatt	0,221	2,49	0,089	11,26	22—24	14—16	45	59
„ feucht, hell, mittleres Blatt .	0,151	2,2	0,068	14,6	22—24	16—20	40—42	68—71

Von weiteren Veränderungen an Elementen des Hautgewebes ist nur noch das Verhalten der Blattrandhaare bei Sempervivum zu erwähnen. Haare werden meist als Schutzmittel gegen zu grosse Transpiration aufgefasst. Es scheint, dass wir es auch hier mit derartigen Organen zu thun haben, deren Function sich jedoch darauf beschränkt, die noch unentwickelten, köpfchenförmig eng zusammenschliessenden Blättchen zu schützen, und die darum mit dem Oeffnen der Rosette werthlos werden. Diese Annahme wird durch die Beobachtung bestätigt, dass bei vollkommen entwickelten Blättern die Haare verdorren oder doch wenigstens keinen lebenden Inhalt mehr erkennen lassen. Es könnte nun auffallen, dass bei Feuchtculturen diese Gebilde, statt wie gewöhnlich nach Entwickelung des Blattes zu verkümmern, im Gegentheil sehr schön ausgebildet werden. Nicht nur entfielen nun auf 1 cm des Blattrandes ca. 60 statt wie gewöhnlich nur 30 Haare, sondern auch die einzelnen Trichome zeigten grössere Länge (0,4—0,9 mm gegenüber 0,3—0,5 mm) bei allerdings geringerer Breite (75—150 μ gegenüber 120—225 μ) und geringerer Dicke der Wandungen (6—7,5 μ statt 12,5 μ). Auch bei ganz entwickelten Blättern war hier die Plasmaströmung in diesen Gebilden noch zu beobachten; sie betrug 0,2—0,3 mm in der Minute. Causal lässt sich dies ja alles auf eine Turgorsteigerung als wachsthumauslösendes Agens zurückführen, während ich mir die Deutung folgendermaassen zurechtlege: Da der Vegetationspunkt der Semperviven sehr tief unter den jungen Blättern verborgen liegt, so wird die äussere Feuchtigkeit auf die Anlage der Trichome keinen Einfluss ausüben können; sind die Blätter aber etwas grösser geworden, so entledigen sie sich des nun hinderlichen Transpirationsschutzes so wie so durch frühzeitiges Entfalten der Rosette und benutzen nun gerade auch diese Organe, um durch sie ihre transpirirende Oberfläche zu vergrössern und die Wasserdampfabgabe zu erhöhen.

Wenden wir uns nun den Zellen des Mesophylls zu und betrachten zunächst die in radialen Reihen oder Lamellen angeordneten palissadenartigen Zellen. Es fällt dabei in erster Linie auf, dass diese Gewebeart im feuchten Raum viel mehr hervortritt und einen verhältnissmässig grösseren Theil des Querschnittes für sich in Anspruch nimmt (Tab. 10 E). Die Erklärung dieser Thatsache liegt wohl darin, dass zwar das fast allein der Wasserspeicherung dienende Grundgewebe, nicht aber die in erster Linie assimilirenden und stoffführenden Zellen entbehrlich geworden sind. Auch die einzelnen Elemente dieser „Palissaden“ scheinen in gewisser Hinsicht verändert. Bei ganz trocken gewachsenen Blättern von Sedum dendroideum verhält sich in ihnen der radiale Durchmesser zum tangentialen ungefähr wie 1:0,45, bei normalen wie 1:0,72, bei relativer Feuchtigkeit wie 1:0,85, bei hoher Feuchtigkeit wie 1:1 (vgl. auch S. 435). Eine ähnliche Reihe ergibt sich bei Sedum altissimum: 0,56, 0,68 und 1, während Sempervivum schon im gewöhnlichen Zustand fast kugelige Zellen hat, die aber in feuchter

Luft tangential näher rücken. Dies ist namentlich bei den der Epidermis zunächst liegenden sehr auffallend, indem die hier sonst nur kleinen Zellen jetzt nur wenig den tieferliegenden an Grösse nachstehen. Als allgemeines Chrakteristikum der Veränderung auch an diesen Zellen gilt also das Bestreben einer tangentialen Streckung. Man ersieht daraus, woher in letzter Linie die so auffallende Vergrösserung der Blattoberfläche in Beziehung auf den Inhalt abzuleiten ist: es sind die einzelnen Elemente des Blattes, die sich tangential strecken und so den gesammten Querschnitt des Blattes zu Gunsten des Längsdurchmessers verändern. Hiebei lässt sich zwar die allgemeine Thatsache der Dehnung mehr oder weniger causal-mechanisch

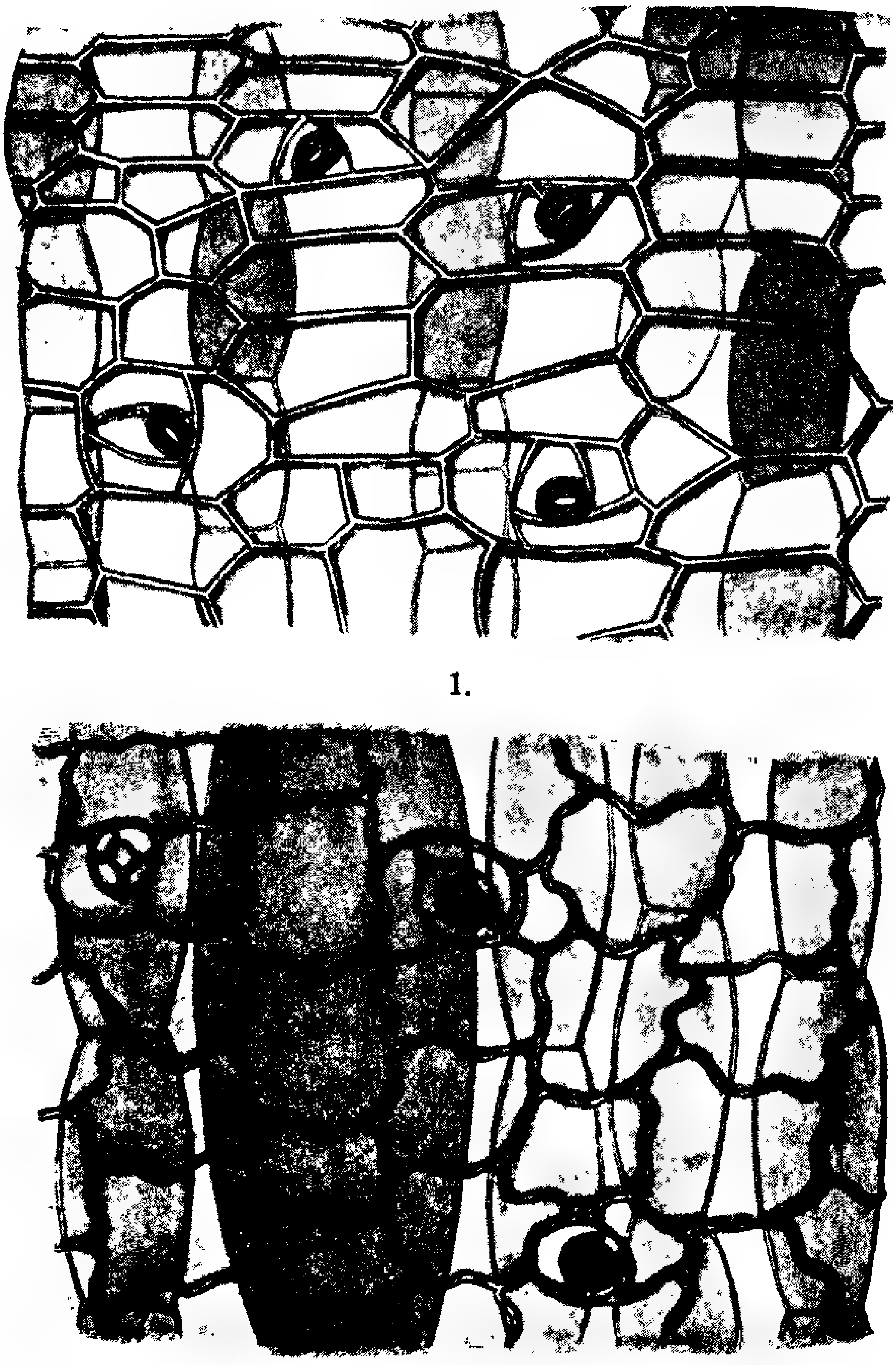


Fig. 12. Sedum dendroideum. Flächenschnitt: Epidermis und oberste Parenchymlage. — 1. Normal, 2. feucht gewachsen.

auf den Turgor als wachsthumfördernde Ursache zurückführen, während die specielle tangentiale Richtung desselben nur im Hinblick auf die causa finalis, den Zweck, vollständig verstanden werden kann. Bis zu einem gewissen Grade mag jedoch auch hier noch eine mechanische Erklärung gelingen: Da die Crassulaceen gewöhnt sind, zwischen den einzelnen Lamellen meist grosse Intercellularen anzulegen, so ist in der That in der tangentialen Richtung der Widerstand gegen die Ausdehnungstendenz der Zellen am geringsten, vorausgesetzt natürlich, dass jene Kanäle unter den neuen Verhältnissen überhaupt zuerst ausgebildet waren. Anders liegt jedoch die Sache bei den Zellen der Epidermis und bei Pflanzen ohne solche grosse längs verlaufende Hohlräume. Es ist einfach unmöglich, bei letzteren sowohl die tangentiale Ausdehnung als zugleich auch eine Erweiterung der Intercellularen, die bei manchen statthaben soll (vgl. auch Stahl 83), lediglich durch Wirkung einer Turgorsteigerung zu „erklären“, wie dies Kohl meint. So lange man noch einen triftigen, einfach mechanischen Grund für die Flächenausdehnung hat, so lange ist eine Erweiterung der Intercellularen ausgeschlossen, weil eben diese allein einen Grund für die erstere Veränderung abgeben könnten. Bei meinen Versuchspflanzen wurden indess, wie schon bemerkt, die Intercellularen verengert. Während dieselben gewöhnlich bei Sempervivum assimile unmittelbar unter der Epidermis 40—80 μ breit waren, zeigte sich in feucht gewachsenen zwischen den einzelnen Lamellen nur ein Zwischenraum von 7—20, höchstens 35 μ (Fig. 12). Doch auch dies lässt sich wieder teleologisch deuten. Mit der Verflachung des Blattes werden diese weiten Kanäle, deren Function ich hauptsächlich in der Zuleitung der Gase zu den tiefer liegenden Geweben und in der Aufspeicherung

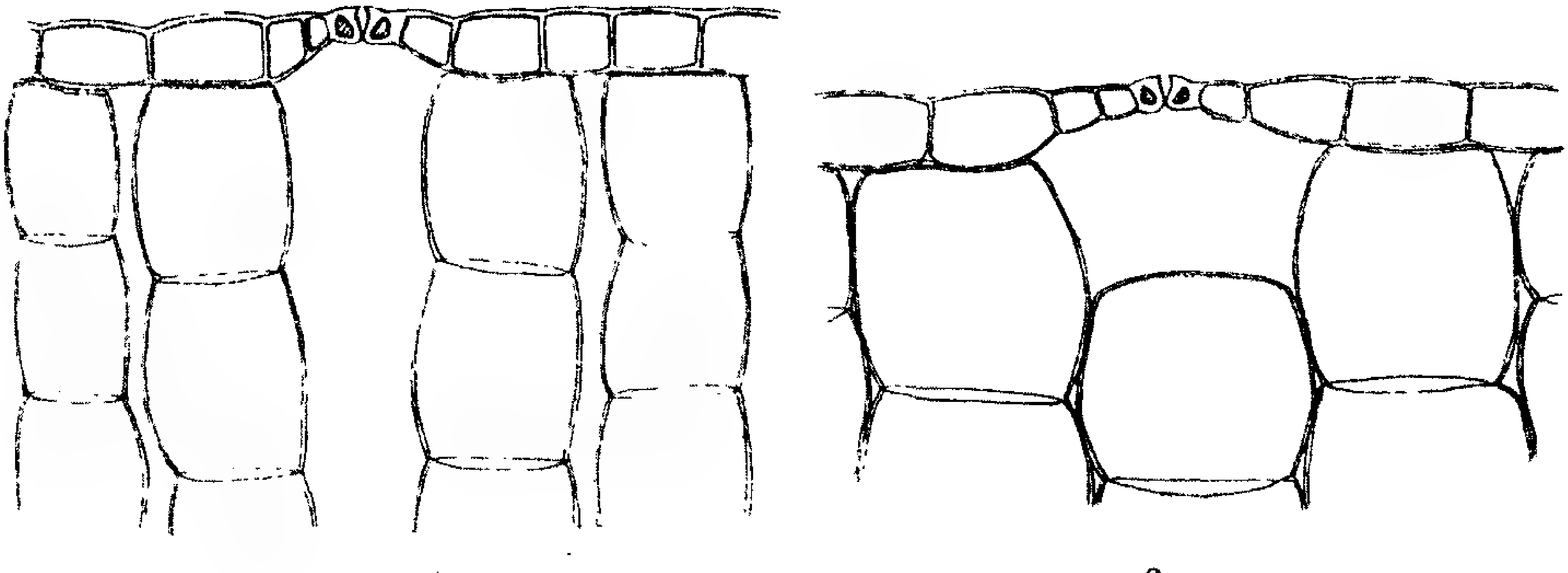


Fig. 13. Sedum dendroideum. Querschnitt. — 1. Normal, 2. feucht gewachsen.

derselben vermuthe, in der That überflüssig. Dementsprechend sehen wir, dass die sonst äusserst grosse Athemhöhle der Stomata, die eben einfach einem solchen interlamellaren Gang entsprach, reducirt wird, indem die Zelllamellen sich bis nahe unter die Spaltöffnung zusammenlegen und nur einen kleinen, mehr tangential gestreckten Raum übrig lassen (Fig. 13).

Die Zellen des Wasserparenchyms zeigen keine auffallenden Veränderungen. In Beziehung auf das Chlorophyll ist zu erwähnen, dass die Körper in feuchter Luft stets grössere Dimensionen annehmen als in trockener, wie dies auch Kohl mittheilt.

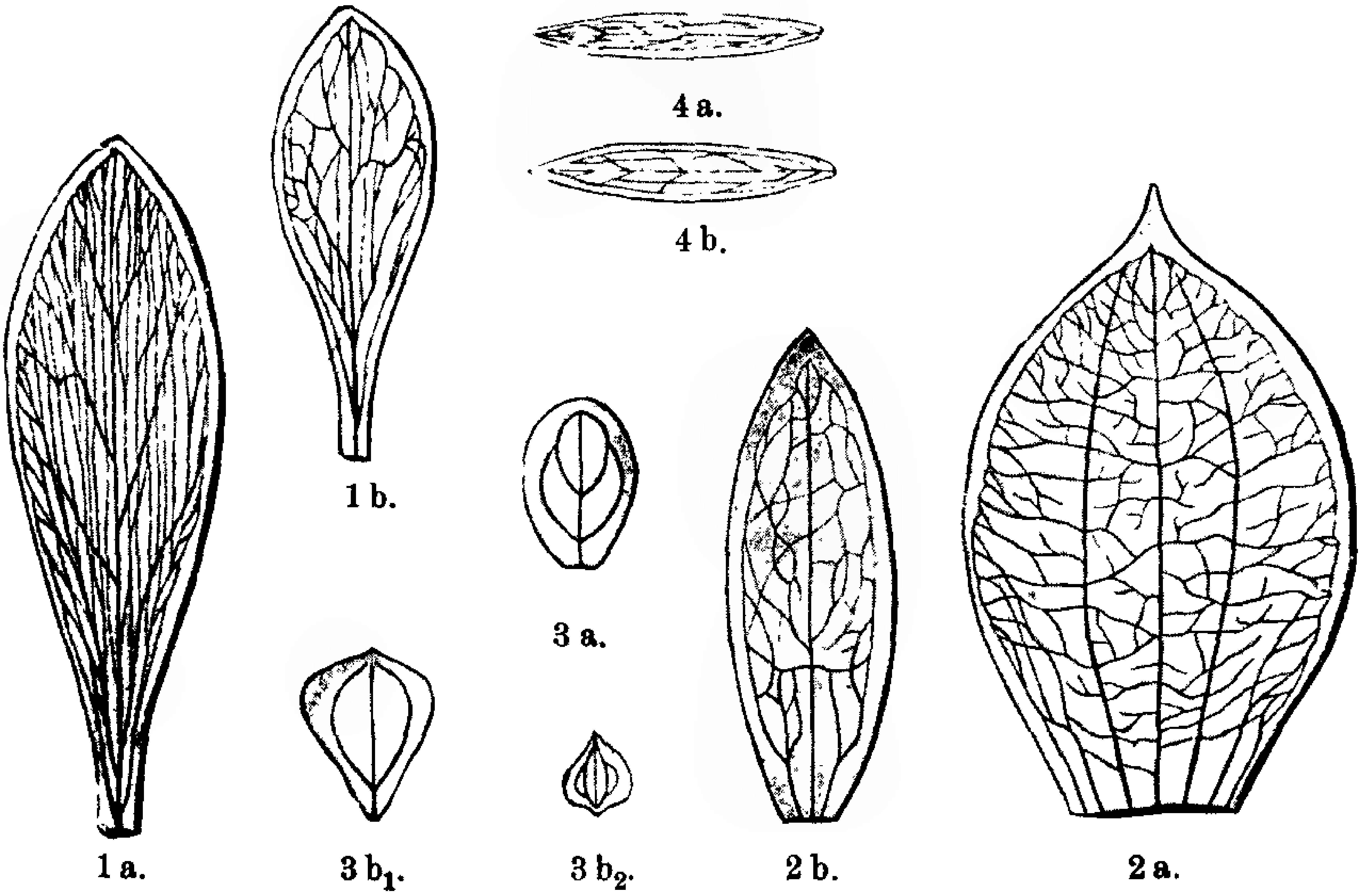


Fig. 14. Gefässbündelverlauf bei 1. Sedum dendroideum, 2. Sempervivum assimile, 3. Sedum dasyphyllum, 4. Sedum altissimum; a. normal, b. feucht gewachsen.

Zu weitern Erörterungen gibt dagegen die Nervatur des Blattes Anlass. Durch frühere Versuche war schon bekannt, dass Feuchtigkeit die Gefässbildung vermindert. Meine Experimente bestätigten diese Beobachtung ganz allgemein. Ich bemerkte jedoch, dass in erster Linie nicht die einzelnen Gefässelemente viel schwächer ausgebildet sind, sondern vielmehr eine geringere Anzahl angelegt wird. Die Blattnerven erscheinen daher stets viel dünner. Doch nicht nur die Zusammensetzung der Leitbündel wird verändert, sondern auch ihr Verlauf.

Entsprechend der grösseren Flächenausdehnung des Blattes sieht man auf den in Alkohol und Chloralhydrat durchsichtig gemachten

Blättern, dass die primären Nervenzweige meist in einem stumpferen Winkel an den Mittelnerv ansetzen, oder dass überhaupt die Anzahl der Verzweigungen eine geringere ist. Ein sehr typisches Beispiel liefert Sedum dasyphyllum (Fig. 14, 3). Gewöhnlich entspringen bei dieser Pflanze aus dem Blattspurstrang an der Basis und ungefähr in der Mitte des Blattes je ein Paar von Seitennerven, die sich weiter oben an einander legen und an der Spitze mit dem Hauptnerv vereinigen. In den feucht gewachsenen Blättern sieht man nur das eine an der Basis entspringende Paar ausgebildet. Tritt hier überhaupt noch weitere Verzweigung ein, so ist es ein secundärer, aus der ersten Abzweigung entspringende Seitenbogen, welcher die breiteste Stelle des Blattes durchzieht. Bei Sedum dendroideum sind hauptsächlich die längsverlaufenden Nerven stark reducirt, ebenso bei Sempervivum. Es ist diese Erscheinung namentlich auch darum zu betonen, weil schon öfters Versuche gemacht wurden, die Blattnervatur systematisch zu verwerthen. Diese Beobachtung dürfte nämlich zeigen, wie vorsichtig man dabei sein muss. So hat z. B. J. Hoffmann (96) die Sempervivum-Arten nach der Blattnervatur gruppirt und dabei drei Abtheilungen aufgestellt:

1. Ein Hauptgefässbündel und zwei getrennt eintretende Nebengefässbündel,
2. ein Hauptgefässbündel und zwei tief im Blatt entspringende Nebengefässbündel,
3. ein Hauptgefässbündel und mehr als zwei Nebengefässbündel.

Nach meinen Versuchen (vgl. Fig. 14, 2) müsste also ein und dieselbe Species sowohl in die erste als in die dritte Gruppe gebracht werden, je nachdem sie in feuchter oder trockener Luft gewachsen war. Auch die anderen von Hoffmann angewandten Eintheilungsprinzipien sind im höchsten Grade ungeeignet, nämlich die Anzahl der Spaltöffnungen, wie aus den obigen Mittheilungen hervorgeht, und das Vorhandensein von Gerbstoff in kleinerer oder grösserer Menge, worauf ich noch zu sprechen kommen werde. Man begreift es daher vollkommen, wenn Dassonville (98) auf Grund seiner Untersuchungen über den Einfluss der Mineralsalze auf die Struktur der Pflanze zu dem Schlusse gelangt; wie man das Gasvolumen auf 0° und 760 mm Quecksilberdruck reducirt, sollten eigentlich auch die anatomischen Merkmale der Pflanze stets auf festgesetzte Normalverhältnisse bezogen werden.

Ueber den Stamm ist nur weniges zu sagen. Auf Querschnitten zeigen hier die Epidermiszellen eher eine Vergrösserung der Radialwände. Dieses abweichende Verhalten kommt aber lediglich daher, dass die tangentiale Streckung, die thatsächlich auch hier vorherrscht, weit mehr in der Richtung der Axe vor sich geht und also nur auf Längsschnitten zu sehen ist. Auch primäre Rinde und Mark verlängern ihre Zellen bedeutend. Die Anzahl der Gefässbündel bleibt dieselbe, nur die Menge der Gefässe ist stark reducirt.

Die Hauptresultate der anatomischen Untersuchung lassen sich also in folgendem Satz zusammenfassen: In feuchter Luft wird der Durchmesser der Zellen des Blattes, d. h. der assimilirenden und am stärksten transpirirenden Organe in der Weise gedehnt, dass dadurch die mit der Luft direct communicirende Oberfläche vergrössert wird. Bei den Zellen des Stengels findet diese Dehnung hauptsächlich in der Richtung der Axe statt.

3. Veränderung der Zusammensetzung.

Bei Einschränkung der Transpiration, wie sie die Cultur in feuchtem Raum mit sich bringt, wird in erster Linie eine Veränderung des Wassergehaltes des pflanzlichen Gewebes zu erwarten sein. In der That finden wir dies durch die Versuche bestätigt. Bei gewöhnlichen Exemplaren von Sedum dendroideum fand ich 94,5—95,6 %, bei in feuchter Luft gezogenen 96,2—97,7 % Wasser. Das spezifische Gewicht der letzteren ist grösser als das der normalen Pflanze. Ich benutzte zur Bestimmung derselben eine Westphal'sche Waage und erhielt durch rasches Eintauchen eines Blattes in Alkohol von bekannter Dichtigkeit für die feucht gewachsenen das specifische Gewicht 0,985, für die normalen 0,967. Diese relativ grosse Differenz dürfte wohl in erster Linie von der geringern Weite und Ausdehnung des Intercellularsystems herrühren. Trockengewicht und Aschengewicht sind bei den kultivirten Pflanzen geringer. (Vergl. Schloesing 69, Sorauer 75; für etiolirte Pflanzen: Detmer 74, für Schattenblätter: Lamarlière 92.)

Tabelle 12. Wassergehalt, Trockensubstanz und Aschengewicht der normalen und feucht gewachsenen Pflanzen.

Sedum dendroideum.

Auf 100 g Frischgew.	Wasser	Trocken-subst.	Asche	Fester Rückstand des eingedampften Zellsaftes
normal	94,5	5,5	1,39	2,4
feucht	97,7	2,3	0,33	1,6

Die beigefügte Tabelle zeigt, dass diese Verhältnisse nicht nur von der geringern Dicke der Zellwand herrühren, sondern dass auch die im Zellsaft gelösten Substanzen daran betheiligt sind, indem auch der Rückstand des ausgepressten, abfiltrirten und eingedampften Pflanzensaftes geringer war. Es ist in der That leicht einzusehen, dass bei der im Verlauf der Entwickelung verminderten Transpiration die Wassercirculation eine langsamere, und daher auch die Menge der mit dem Wasser aus dem Boden aufgenommenen Mineralsalze eine kleinere sein muss.

Auch die Säuremenge ergab sich bei den feucht gewachsenen Pflanzen sowohl Abends wie Morgens als eine geringere. Ich bestimmte dieselbe durch Titriren mit 1 ‰ Kalilauge und Phenolphthaleïn als Indicator, wobei bei den nicht schleimhaltigen Versuchspflanzen die Färbung stets sehr rasch eintrat. Natürlich waren diese vor dem Zerreiben der Pflanze und dem einstündigen Erwärmen des Saftes bei 80° (zur Vertreibung der Kohlensäure) 24 Stunden lang unter ganz gleichen äusseren Bedingungen (abgesehen von der Feuchtigkeit) gehalten worden.

Ich erhielt z. B. folgende Zahlen:

Tabelle 13. **Säuregehalt bei normaler und bei feucht gewachsener Pflanze. Morgens 9 Uhr.**

Sedum dendroideum.

	Gewicht	Kalilauge-verbrauch ccm	Verbrauch bez. auf 10 g; ccm
normal	12,11	34,6	28,8
feucht gew. . . .	2,69	2,7	10,0

Es stimmt mit diesem Ergebniss vollständig überein, wenn Aubert (91) auf Grund seiner Versuche zu dem Satze gelangt: je fleischiger eine Spezies ist, desto reicher ist sie an freier Säure; wir haben es ja hier bei den in feuchter Luft gewachsenen Pflanzen mit weniger succulenten Gebilden zu thun. Auch widerspricht dem nur scheinbar, wenn Warburg (86—88) anführt, dass in feuchter Luft die Säurezersetzung eine geringere sei als in trockener, was er auf den mit der verminderten Transpiration verbundenen geringeren Gasaustausch zurückführt. Dieser Forscher operirte ja nur mit normalen Pflanzen, während hier, nach dem langen Aufenthalt in feuchter Luft, die Säurebildung überhaupt eine ganz andere geworden war und zwar offenbar auch infolge des verlangsamten Gasaustausches und wohl auch des veränderten Bedürfnisses (vergl. de Vries 79) eine schwächere. Man kann daher von vornherein erwarten, dass auch die Schwankungen im Säuregehalt, welchen von Mayer, de Vries, Kraus und Warburg so eingehende Untersuchungen gewidmet waren, bei den feucht wachsenden Pflanzen in engern Grenzen vor sich gehen werden als sonst, wie ich dies auch durch Versuche bestätigt fand.

Auch von anderen Produkten der Kohlensäureassimilation werden wir geringere Mengen vorfinden, da auch auf ihre Erzeugung die Beeinträchtigung der Luftcirculation hindernd wirken musste. Oder bedeutet vielleicht die so auffällige Vergrösserung der Chlorophyllkörner ein Mittel, das durch möglichst vollständige Ausnützung der zuströmenden Kohlensäure den Schaden der langsamen Gasbewegung compensiren soll? Leider war es mir unmöglich, diese Vermuthung durch Vergleichung der Stärkebildung (Sachs'sche Jodprobe) auf ihre Richtigkeit zu prüfen, da einerseits die einmal gebildete Stärke namentlich in den feucht gezogenen Pflanzen im Dunkeln äusserst langsam verschwand, und andererseits die Blätter derselben wegen der bedeutend verminderten Succulenz zur Vergleichung mit den normalen ganz untauglich geworden waren. Immerhin war es interessant zu beobachten, dass die Chlorophyllkörner namentlich in der ersten Zeit nach der Versetzung der Pflanzen in feuchte Umgebung durch ihre Grösse auffielen, während sich später, nachdem durch die anatomischen Veränderungen die Bedingungen für den Gasaustausch, wie wir sehen werden, günstigere geworden waren, die Differenz gegenüber den normalen Pflanzen viel weniger bemerkbar machte. Im Kapitel über das physiologische Verhalten komme ich auf die Assimilation noch eingehender zu sprechen.

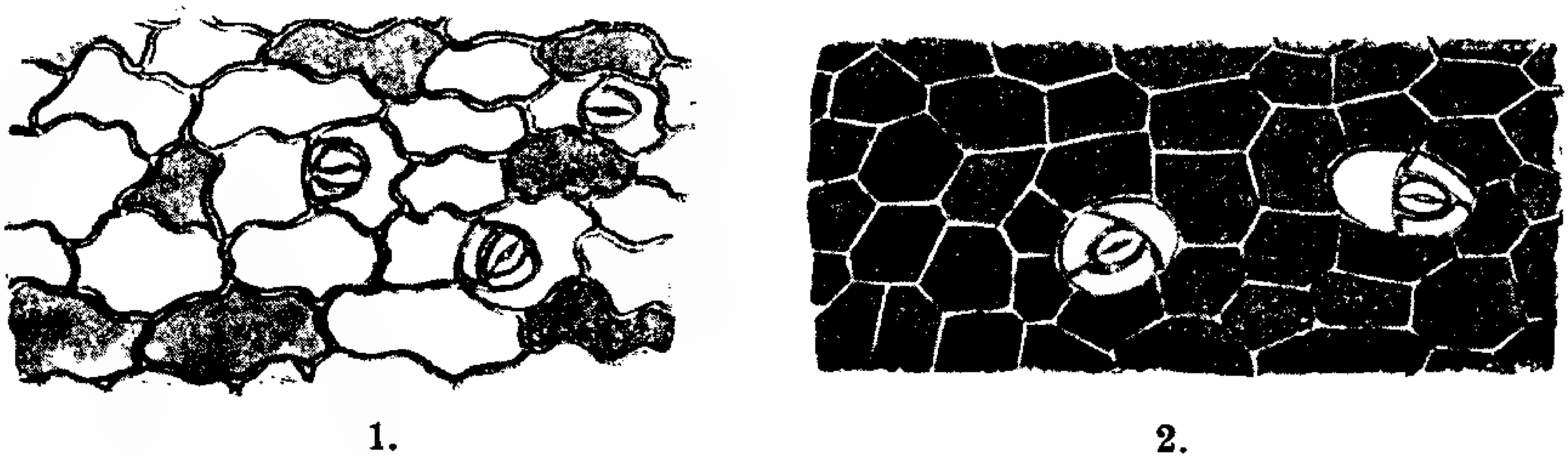

1. 2.

Fig. 15. **Sedum altissimum. Epidermis nach Behandlung mit doppeltchromsaurem Kali. — 1. Normal, 2. feucht gewachsen.**

Was die besonderen Bildungsstoffe anbelangt, so ergab die Prüfung auf Gerbstoff ebenfalls, dass die in feuchter Athmosphäre gewachsenen Pflanzen viel ärmer an diesem Körper waren als die normalen. Schon der mikrochemische Nachweis liefert ganz auffallende Unterschiede bei allen von mir cultivirten Arten, indem sowohl die Menge des Gerbstoffes in den einzelnen Zellen, als auch die Anzahl der überhaupt gerbstoffführenden Elemente kleiner ist (vgl. Fig. 15). Das Stämmchen von Sedum dendroideum zeigt auf Querschnitten gewöhnlich $^1/_4$—$^1/_5$ aller Zellen als mit Gerbstoff versehen, in feuchter Luft sind es im Ganzen nur etwa 20. Dementsprechend ergab auch hier die Titrirung mit Chamaeleon nur 0,75 mg auf 1 g Trockengewicht, gegenüber 15 mg im normalen Blatt.

Auch die übrigen charakteristischen, im ersten Theil dieser Arbeit angeführten Niederschläge mit Kalilauge, dem Lindt'schen Reagens, sowie die Eiweissproben ergaben durchweg viel weniger intensive Reactionen (vgl. auch Palladin 91).

Es lässt sich auch daraus wieder ersehen, wie vorsichtig man bei vergleichenden anatomischen Untersuchungen irgend welcher Art in Beziehung auf die Berücksichtigung der Feuchtigkeitsverhältnisse sein muss, da diese ausserordentlich tief in das ganze Leben des Organismus eingreifen. Gruppirung der Sempervivum-Arten, wie Hoffmann sie aufstellt: nur wenig gerbstoffführende Zellen, etwas mehr, noch etwas mehr, sehr viele solcher Zellen, sind daher von vornherein werthlos. Ebenso sind auch die sonst ausserordentlich eingehenden Untersuchungen an Crassulaceen von E. Aubert an einigen Stellen nicht mit der genügenden Vorsicht ausgeführt. Dieser Forscher vergleicht z. B. einmal, um zu zeigen, dass der Wassergehalt in jugendlichen Organen viel grösser sei als in älteren, die wie ausdrücklich angeführt wird, in feuchter Luft gewachsenen jungen Sprosse von Opuntien mit ausgewachsenen, die sich unter gewöhnlichen, relativ trockenen Verhältnissen befanden, und erhält dann natürlich enorme Differenzen. Dass Aubert (91) in Sedum dendroideum keinen Gerbstoff gefunden hat oder wenigstens nur „des quantités négligeables“ dürfte wohl auch gerade daher kommen, dass seine von einem Gärtner bezogenen Exemplare wohl aus einem ziemlich feuchten Gewächshaus stammten.

4. Physiologisches Verhalten der in feuchter Luft gewachsenen Pflanzen.

Zunächst ist hier auf eine Erscheinung hinzuweisen, die jedenfalls damit zusammenhängt, dass die Pflanzen allgemein in feuchter Luft schneller in die Höhe wachsen und längere Internodien ausbilden, wodurch natürlich alle mit dem Wachsthum verbundenen Bewegungen viel deutlicher werden. Bei den unter normalen Verhältnissen wachsenden Mesembryanthemen bemerkte ich auch bei genauer Beobachtung nie eine Scheitelbewegung des wachsenden Sprosses. Als ich daher eines Tages die im Warmhaus gepflanzten Stecklinge mit um mehr als 90° nach der Seite geneigtem Sprossgipfel vorfand, glaubte ich zuerst eine einfache Welkungserscheinung vor mir zu haben. Da der Scheitel aber am folgenden Morgen noch ebenso turgescent und nach der anderen Seite geneigt war, so blieb nichts anderes übrig, als auf eine sehr auffallende Nutationsbewegung zu schliessen. Ich beobachtete daher die Pflanze während mehrerer Tage mit Hilfe eines Fernrohrs, um Richtung und Intensität der Bewegung zu controliren. Es stellte sich dabei heraus, dass der Sprossgipfel je nach der Stärke der Beleuchtung und dem Wärmegrad der umgebenden Luft in kürzeren oder längeren Perioden eine Kurve von der Form einer sehr langgestreckten Ellipse ausführte, so zwar, dass der längere Durchmesser derselben zusammenfiel mit der Richtung des eben im stärksten Wachsthum befindlichen Blattpaares. Je mehr dieses Paar sich seiner endgiltigen Entwickelung näherte und das folgende, dazu quer gestellte, in intensiveres Wachsthum überging, desto mehr verbreiterte sich die Ellipse, ging schliesslich in einen Kreis über und aus diesem wieder in eine zur ersten quergestellte, langelliptische Kurve u. s. w.

Es zeigt diese Beobachtung, dass hier das Wachsthum der zwei Blätter eines Blattpaares nicht stets mit der gleichen Intensität vor sich geht, sondern dass dasselbe abwechselnd mehr das eine und mehr das andere betrifft. Gleichzeitig kann man darin auch einen Beweis für die oben von mir ausgesprochene Ansicht sehen, dass bei Mesembryanthemum im Grunde genommen die Blätter stengelumfassend und im folgenden Internodium herablaufend sind. Sonst wäre in der That nicht einzusehen, warum das Centrum der Krümmungscurve so tief unterhalb dem scheinbaren Ansatzpunkt der Blätter liegen sollte, an einem typischen Stengel wäre ein verschiedenes Verhalten zweier gegenüberliegender Seiten undenkbar. Die schnellste von mir gemessene Geschwindigkeit dieser Bewegung betrug 4,6 cm in der Stunde. Es ist darunter zu verstehen der Weg, den die eine der Blattspitzen in dieser Zeit zurückgelegt hatte. Bei gewöhnlicher diffusser Beleuchtung jedoch betrug sie gegen Abend 0,6—0,9 cm. Da die Schnelligkeit an warmen und sonnigen Tagen oder bei zufällig stärkerer Heizung des Warmhauses, in welchem der Versuch angestellt wurde, bedeutend grösser war, so geht daraus hervor, dass diese Bewegung zum grossen Theil auf das durch die grössere Wärme gesteigerte Wachsthum zurückzuführen ist. Jedenfalls ist aber so viel sicher, dass die Feuchtigkeit der umgebenden Luft in erster Linie zur Erzeugung dieser Erscheinung nothwendig ist, da sie auch bei höherer Temperatur bei den in normaler Athmosphäre wachsenden Pflanzen unsichtbar bleibt.

Die Blattepidermis resp. deren Oberseite wird sich, nach dem anatomischen Bau zu schliessen, in erster Linie durch leichtere Durchlässigkeit für Wasserdampf und Gase auszeichnen. Da aber bei den Fettpflanzen durchgehend beide Blattseiten mit Spaltöffnungen versehen sind, so ist es unmöglich, diese Thatsache durch die Kobaltprobe direct nachzuweisen. Auf die allgemein gesteigerte Transpirationsfähigkeit werde ich gleich zu sprechen kommen.

Es interessirte mich nun aber auch, zu untersuchen, ob es möglich sei, die Function der gewellten Epidermiswände durch einen Versuch klar zu machen. Ich schnitt zu diesem Zwecke kleine Streifen von gleicher Breite aus der abgezogenen Blattepidermis von Sedum dendroideum bei normalen und feucht gewachsenen Exemplaren. Um dieselben vor Austrocknung zu bewahren, geschah dies unter Wasser. Mit diesen Streifen stellte ich Zerreissungsversuche an, entweder ganz unter Wasser oder, was bei den kleinen Objecten und der kurzen Dauer desVersuchs aufs Gleiche herauskam, in der Luft unter stetem Feuchthalten derselben. Es ergaben sich folgende Resultate:

Tabelle 14. Zugfestigkeit der Blattepidermis bei normalen und feucht gewachsenen Pflanzen.

Breite des Streifens	2,8 mm	3,8 mm
Fest. bei normal . .	14,0 g	20,5 g
Fest. bei feucht gew.	10,5 g	15,5 g

Die Zahlen der beiden Rubriken entsprechen sich nicht vollständig, weil die Festigkeit bei verschiedenen Blättern eine etwas verschiedene sein kann. Es wäre also damit gerade das Gegentheil bewiesen, was zu erwarten war, indem die im Feuchten ausgebildete gewellte Epidermis viel leichter, schon bei 10,5 resp. 15,5 g Belastung riss, während die normale mit geraden Wandungen erst bei 14 resp. 20,5 g. Doch ist hiebei nicht zu vergessen, dass bei der ersteren alle Wände und hauptsächlich die Oberseite viel dünner sind, so dass also der Grund dieser geringen Festigkeit hauptsächlich darin zu suchen ist, da diese dem Querschnitt des Objects direct proportional ist. Wenn man die bei den feucht gewachsenen Pflanzen nur 0,5—0,7 μ dicke Cuticula allein in Betracht zieht, so müsste also die Epidermis der normalen Blätter, deren Cuticula 1,3 μ beträgt, bei gleicher Dicke schon bei 7 resp. 10 g Belastung zerreissen. Es wäre damit also thatsächlich die relativ grössere Zugfestigkeit der gewellten Epidermis gegenüber der geradwandigen erwiesen.

Auch die Function der Spaltöffnungen scheint sich in feuchter Luft etwas verändert zu haben, so zwar, dass die offenbar an stete Oeffnung gewöhnten Apparate nicht mehr so leicht und sicher sich schliessen wie die normalen. Wenigstens beobachtete ich sowohl bei Verdunkelung als auch bei Austrocknung der Blätter im Exsiccator erst nach mehreren Stunden eine deutliche Verengerung der Spalte, während umgekehrt die gewöhnlichen Blätter, im Lichte fast stets an Spaltenverengerung gewöhnt, auch im feuchten Raum diese nur langsam öffnen.

Nach all dem war schon von vornherein zu erwarten, wie Transpirationsversuche ausfallen würden. Zur Ausführung derselben stellte ich mir zunächst einen Sachs'schen Transpirationsapparat zusammen, bei welchem nicht die Menge des verdunsteten, sondern des an Stelle desselben aufgenommenen Wassers gemessen und die Schnelligkeit, mit der dies geschieht, ausgedrückt wird durch die Zeit, die es braucht, um eine bestimmte Länge (5 mm) eines capillaren Wasserfadens aufzusaugen. Zur Verwendung kamen abgeschnittene beblätterte Stengelstücke von normal und feucht gewachsenen Pflanzen.

Es ergaben sich folgende Resultate:

Tabelle 15. Transpirationsversuch mit dem Sachs'schen Transpirationsapparat.

Sedum dendroideum.

Normal: t 20°, 9,0 g 90 cm² (per cm² 0,1 g).
Zum Aufsaugen von 5 mm Wasser braucht es sec.:
140. 128. 130. 130. 130. **130.**
Es werden also aufgesogen:
per 100 cm², 5 mm Wasser in 117 sec.,
per 10 g, 5 mm Wasser in 117 sec.

Feucht gewachsen: t 20° 1,3 g 25,4 cm² (per cm² 0,051 g).
Zum Aufsaugen von 5 mm Wasser braucht es sec.:
790. 780. 780. 780. **780.**
Es werden also aufgesogen:
per 100 cm², 5 mm Wasser in 198 sec. (Verh. zu oben 1,7 : 1),
per 10 g, 5 mm Wasser in 101 sec. (Verh. zu oben 0,86 : 1).

Ein ganz ähnliches Resultat erhielt ich mit Mesembryanthemum curviflorum. Wenn also die wirklich transpirirte Wassermenge der aufgenommenen gleich oder stets proportional wäre, so wäre damit bewiesen, dass die feucht gewachsenen Pflanzen, bezogen auf die gleiche Oberfläche, eine weit geringere Transpirationsgrösse aufwiesen als die normalen, bezogen auf gleiches Gewicht aber nur eine sehr unscheinbare Erhöhung derselben. Dies kann man jedoch sehr leicht widerlegen, indem das getrocknete Kobaltpapier unter den feucht gewachsenen Blättern sich sehr rasch röthet, während unter den normalen lange keine Veränderung zu erkennen ist. Es beweist also der obige Versuch nur so viel, dass die Fähigkeit der Wasseraufnahme bei den cultivirten Exemplaren eine geringere war als bei den normalen, besonders wenn man in Betracht zieht, dass sonst der Wasserstrom bei der thatsächlich vorhandenen weit stärkeren Transpiration ein viel energischerer hätte sein müssen. Es entspricht dieses Ergebniss also ganz der aus der anatomischen Untersuchung gewonnenen Kenntniss der geringeren Ausbildung der Gefässbündel und beweist daher auch direct wieder die wasserleitende Function in erster Linie dieses Gewebes.

Einen weiteren Versuch führte ich mit abgeschnittenen Blättern nach der gewöhnlichen Methode der Transpirationsbestimmung einfach durch Bestimmung des Gewichtsverlustes aus.

Tabelle 16. Transpirationsbesimmung abgeschnittener Blätter durch Ermittelung des Gewichtsverlustes.

Sedum dendroideum.

im Zimmer	Anfangsgew. Uhr					nach 40 Std.	Transp. in den ersten 3 Std. per Std. per		Transp. in den 4 folgend Std. per Std. per		Transp. in den 40 folg. Std. per Std. per	
	9,45	10,45	11,45	12,45	4,45		10 g	100 cm²	10 g	100cm²	10 g	100cm²
normal . .	1,651	1,637	1,628	1,619	1,568	1,362	0,065	0,065	0,077	0,077	0,031	0,031
feucht gew.	0,188	0,178	0,170	0,163	0,128	0,060	0,444	0,290	0,465	0,302	0,090	0,060
im feuchten Raum												
normal . .	1,593	1,589	1,587	1,585	1,580	1,560	0,017	0,017	0,008	0,008	0,003	0,003
feucht gew.	0,219	0,217	0,214	0,212	0,207	0,194	0,106	0,065	0,057	0,037	0,015	0,012
im trockenen Raum												
normal . .	1,425	1,410	1,397	1,383	1,319	0,920	0,098	0,098	0,112	0,112	0,069	0,069
feucht gew.	0,196	0,176	0,160	0,146	0,087	0,023	0,850	0,552	0,752	0,488	0,082	0,053

Oberfläche des normalen Blattes im Mittel 14,6 cm².
Oberfläche des feucht gewachsenen Blattes im Mittel 2,8 cm².

Aus dieser Tabelle geht zunächst hervor, dass in der That die feucht gewachsenen Blätter ganz bedeutend mehr transpiriren als die normalen, wenn sie mit diesen in gleicher Athmosphäre verglichen werden. Bei frischen Blättern beträgt die Transpirationsgrösse in gewöhnlicher Luft sieben Mal, in feuchter Luft etwa sechs, in trockener mehr als acht Mal so viel, bezogen auf das gleiche Gewicht, was ja physiologisch am wichtigsten ist. Aber auch wenn die Werthe auf gleiche Oberfläche umgerechnet werden, erhalten wir immer noch ein $4^1/_2$, resp. $3^1/_2$ und $5^1/_2$faches der Werthe für normal gewachsene Pflanzen. Vergleichen wir das Verhalten der feucht gewachsenen Blätter in feuchter Luft mit dem der normalen in Zimmerluft oder trockener Atmosphäre, so sehen wir, dass sogar hier noch in Beziehung auf gleiches Gewicht die ersten den Vorrang behalten, während in Beziehung auf gleiche Oberfläche sich das interessante Ergebniss zeigt, dass die Werthe für feucht gewachsene Blätter in feuchter und für normal gewachsene in gewöhnlicher Athmosphäre identisch sind. Physiologisch brauchbar sind natürlich nur die Transpirationswerthe für die ersten drei Stunden. Dass in der Rubrik für die späteren vier Stunden zum Theil etwas grössere Werthe erhalten wurden, kommt einfach daher, dass während dieser Zeit öfters die Sonne schien. Am deutlichsten macht sich dies in trockener Luft, weniger im Zimmer und gar nicht in der feuchten Athmosphäre geltend, weil hier eben doch stets der Raum dampfgesättigt war. Natürlich nimmt, wie dies auch aus der Tabelle ersichtlich ist, die Menge des ausgeathmeten Wassers mit dem Welken des Blattes ab, und zwar um so rascher, je mehr überhaupt transpirirt wird; daher nähern sich die Werthe für die feucht gewachsenen allmählich denjenigen für die normalen Blätter, weil letztere ihren Wasservorrath langsamer verbrauchen. Auch hier stimmt das Ergebniss der Untersuchung überein mit dem auf ganz anderem Wege gefundenen Satz von Aubert (91): je grösserer Säuregehalt, desto geringere Transpiration. (Die feucht gewachsenen Pflanzen enthalten nach den Mittheilungen im letzten Abschnitt weniger Säure als die normalen.)

Es ist also vollständig gerechtfertigt, wenn wir die anatomischen Veränderungen, die sich bei Cultur der Fettpflanzen im feuchten Raum bemerkbar machen, in erster Linie betrachten als Mittel, um die Transpiration zu erleichtern und trotz der Ungunst der Verhältnisse zu ermöglichen. Denn dass diese Pflanzen von Anfang an die Tendenz zeigten, die Wasserabgabe unter allen Umständen durchzuführen, bewies vor allem auch das Verhalten von Sedum altissimum, welches nach der Uebertragung in feuchte Luft an den schon ausgebildeten Blättern das Wasser direct in Tropfenform hervorpresste. Man ersieht daraus auch, welche Bedeutung dieser Factor für das Leben der Pflanze besitzen muss, dass er nicht nur eine zufällige physikalische Erscheinung ist, die nur als nothwendiges Uebel aufgefasst werden dürfte, sondern dass neben den physikalischen Gesetzen auch ein tiefer liegender physiologischer Process die Transpiration fordert.

Natürlich wird zugleich mit der Transpirationsfähigkeit auch die Intensität des Gaswechsels gesteigert, ja es ist sogar nicht zu entscheiden, ob es in erster Linie der Pflanze nicht überhaupt darum zu thun ist. Bei den Succulenten ist es nun aber leider nicht sehr leicht den Gasaustausch genau zu verfolgen. Mit der Sachs'schen Jodprobe kam ich, wie schon oben angedeutet wurde, nicht zum Ziele. Ich benutzte daher das Eudiometer von Pfeffer zum Bestimmen der Gasvolumina (vergl. Detmer, das pflanzenphysiolog. Praktikum 1895, pag. 35). Es wurden stets zwei Versuche neben einander angestellt, der eine mit normalen, der andere mit feucht gewachsenen Blättern. Zur Ermittlung der Menge der assimilirten Kohlensäure wurde ein bestimmtes Volumen Kohlensäure in mit Quecksilber abgeschlossene Röhren eingeleitet, vorher und nachher genaue Ablesungen gemacht, und das Volumen auf 0° und 760 mm Druck reducirt. Nachdem die Pflanzen tagsüber sich selbst überlassen waren, wurde eine bestimmte Menge Kalilauge zur Absorption der noch übrigen Kohlensäure in die Röhren gebracht; und, nachdem kein Steigen des Quecksilbers mehr beobachtet wurde, das Volum nochmals abgelesen, reducirt und schliesslich von dem zuerst gefundenen subtrahirt. Dabei kam es aber mehrfach vor, dass namentlich nach Versuchen in directem Sonnenlicht nicht unbeträchtliche Mengen Kohlensäure mehr in den Röhren vorhanden waren als vorher, so dass es unmöglich war, zu entscheiden, wie viel Kohlensäure wirklich assimilirt worden sei und wie viel von dem verathmeten Sauerstoff oder der zersetzten Säure herstamme. Bei Versuchen in diffusem Lichte fand ich hinwieder einen Kohlensäureverbrauch vor und zwar bei den feucht gewachsenen Blättern einen viel intensiveren als bei den normalen; doch könnte auch dies nur scheinbar sein, da bei jenen offenbar nach dem früher Mitgetheilten weniger Säure zersetzt, also auch weniger Kohlensäure tagsüber ausgeschieden wurde. Trotz vielfach wiederholter Versuche kam ich daher zu keinem absolut sicheren Ergebniss. Besser liess sich dagegen die nächtliche Kohlensäureausscheidung verfolgen, die sich nun in der That bei den feucht gewachsenen Blättern, bezogen auf gleiches Gewicht, stets als grösser erwies als bei den normalen. In 15 Std. wurden z. B. bei einem Versuche von jenem per 10 g Blattsubstanz 15,5 ccm Kohlensäure abgegeben, während von diesem nur 9,2 ccm. Es lassen sich diese Resultate sehr leicht in Parallele setzen zu den Ergebnissen von Warburg (86—88), welcher den Satz aufstellt, die Säureproduktion und -Zersetzung sei proportional dem Schutz gegen Luftzutritt, und Aubert's (92), welcher zu dem Schluss gelangt, für alle Pflanzen sei die Intensität der Assimilation um so grösser, je weniger succulent sie seien; andererseits stehen sie in gewissem Widerspruch zu den Angaben von Géneau de Lamarlière (92), welcher findet, dass Sonnenblätter, unter gleiche Bedingungen mit Schattenblättern gebracht, stärker assimiliren, respiriren und transpiriren. Doch kommt dieses umgekehrte Verhältniss auch hier fast allein daher, dass dieser Forscher die gefundenen Werthe statt auf das Blattgewicht auf die Oberfläche bezieht, so dass natürlich die dünnen Schattenblätter viel zu kurz kommen. Ich selbst konnte bei einigen Versuchen an Schattenblättern einiger Eichenarten, Ulmen, Hagebuchen und Kastanien eine stärkere Transpiration beobachten als bei Sonnenblättern bei Reduction der Werthe auf gleiches Gewicht. Es ist aber doch klar, dass für das Leben der Pflanze nur die Frage in Betracht kommt, mit wie viel Materialaufwand sie eine gewisse Arbeit leisten kann oder eine wie grosse Menge Gas die Gewichtseinheit in bestimmter Zeit zugeführt bekommt.

5. Luftfeuchtigkeit und Bodenfeuchtigkeit. Einfluss des Lichtes.

Zum Schlusse ist nun noch die Frage zu erörtern, welche Art der Feuchtigkeit in erster Linie die beschriebenen Veränderungen hervorruft, und ob in der That die Abwesenheit des Lichtes ähnlich wirkt. Am besten ist es, hier einfach die Versuche reden zu lassen, welche ich mit Sedum dendroideum unter verschiedenen Bedingungen der drei Factoren angestellt habe. Ich beschränke mich hiebei darauf, in den verschiedenen Blättern die Fundamentalveränderung anzuführen, nämlich die Verschiebung der Grössenverhältnisse der drei Dimensionen der einzelnen Zellen. Ich ermittelte dieselben in der Weise, dass ich die drei Dimensionen des ganzen Blattes durch die in der betr. Richtung gefundene Anzahl von Zellen dividirte und die Höhe (= Radialdurchmesser) als Einheit festsetzte, auf welche Breite und Länge bezogen wurden.

Tabelle 17. Mittlere relative Grössenverhältnisse der Zellen des Blattes von Sedum dendroideum bei Culturen unter verschiedener Bedingung der Luft- und Bodenfeuchtigkeit sowie des Lichtes.

Verhältniss der Höhe und Breite zur Länge.

(r. = relativ. tr. = trocken. f. = feucht. B. = Boden. A. = Athmosphäre. h. = hell. d. = dunkel.)

1.	In trockenem Boden und trockener Luft, 4 m vom Fenster	1:0,43:0,8	tr. B.	tr. A.	d.
2.	Wurzel in schwacher Nährlösung, Spross in durch Chlorcalcium sehr trocken gehaltener Luft; hell . .	1:0,6:0,85	r. f. B.	tr. A.	h.
3.	Normal; hell	1:0,62:0,88	r. tr. B.	r. tr. A.	h.
4.	Wurzel in schwacher Nährlösung, Spross in gewöhnl. Athmosph.: hell	1:0,81:1,04	r. f. B.	r. tr. A.	h.
5.	Wurzel in starker Nährlösung (0,8 %), Spross i. einfach gedeckt. Glasgf.; hell	1:1,05:1,37	tr. B.	r. f. A.	h.
6.	Wurzel in schwacher Nährlösung, Spross in bedeckt. Glasgefäss; hell	1:1,06:1,39	r. f. B.	r. f. A.	h.
7.	Im Warmhaus, im Sand; hell . .	1:1,03:1,49	r. f. B.	r. f. A.	h.
8.	Im Warmhaus, unt. Glasglocken; hell	1:1,1:1,68	f. B.	f. A.	h.
9.	In f. B., unter Glasglocken; hell .	1:1,3:1,58	f. B.	f. A.	h.
10.	In schwacher Nährlösung, in bedeckt. Glasgefäss; 1½ m vom Fenster . .	1:1:2,1	r. f. B.	r. f. A.	r. d.
11.	Wurzel in schwacher Nährlös., Spross in gewöhnl. Athmosph.; 4 m v. Fenster	1:1,17:2,5	r. f. B.	r. tr. A.	d.
12.	In schwacher Nährlösung in bedeckt. Glasgefäss; 4 m vom Fenster . .	1:1,33:2,8	r. f. B.	r. f. A.	d.

Aus der obigen Tabelle ist nun leicht zu entnehmen, dass, was die anatomischen Veränderungen anbetrifft, in erster Linie die Luftfeuchtigkeit ausschlaggebend ist, während die Bodenfeuchtigkeit nur einen untergeordneten Einfluss ausübt. Obschon 0,8proc. Nährlösung nach Schimper schon einem ausserordentlich trockenen Boden gleichkommen muss, so unterscheidet sich das darin gewachsene Blatt kaum von einem in 0,2proc. Lösung gewachsenen. In aufsteigender Reihenfolge finden wir daher auch tr. A., r. tr. A., r. f. A. und f. A., während r. f. B., r. tr. B., r. f. B., tr. B. ohne feste Regel einander folgen.

Der Einfluss des Lichtmangels ist, wie ich schon im ersten Abschnitt des II. Theils auseinandersetzte, offenbar in erster Linie auf eine Transpirationsverminderung zurückzuführen. Es könnte daher auf den ersten Blick merkwürdig erscheinen, dass er doch insofern etwas besonderer Art ist, als er vorzugsweise die Längsaxe der Blattzelle vergrössert. Immerhin ist hiebei der Effect derselbe, auch so wird die Blattoberfläche vergrössert, und grössere Luftfeuchtigkeit vermag dieses Resultat noch zu verstärken, während Trockenheit des äusseren Mediums es umgekehrt vollkommen compensirt, wie das Beispiel 1 zeigt. Vielleicht liesse sich zur Noth diese Eigenthümlichkeit der Längsstreckung auch dadurch erklären, dass bei den Versuchen im Hintergrunde eines Zimmers die Beleuchtung immerhin auf einer Seite am stärksten ist und daher auch die Transpirationsgrösse nicht auf allen Seiten gleich sein kann. Auch ist zu berücksichtigen, dass infolge des durch den Lichtentzug bedingten Chlorophyllmangels das Blatt sich in seiner Lebensfunction derjenigen des Stengels nähert und seine ausgesprochene Bilateralität verliert. Vollkommen befriedigend scheinen mir diese Erklärungsversuche jedoch nicht. Wenn wir so bei dem wie es scheint physiologisch in gleicher Weise wirkenden Einfluss des Lichtentzugs einerseits und der Luftfeuchtigkeit andererseits dennoch die Blattzelle das eine Mal in dieser, das andere Mal in jener Richtung sich ausdehnen sehen, und wir sowohl für das eine, wie für das andere keine stichhaltige mechanische Ursache finden können, so bleibt uns nichts anderes übrig, als uns vorläufig an die so klar daliegende causa finalis zu halten. Dort ist es der Pflanze darum zu thun, durch Flächenentwickelung die Hindernisse der Transpiration zu überwinden, hier, durch Längsstreckung sich der Lichtquelle zu nähern.

Die hier beschriebenen Untersuchungen zeigen, wie die Anpassungsfähigkeit einer bestimmten Pflanzengruppe, welche wir auf Grund ihres eigenthümlichen Xerophytencharakters für die phylogenetische Entwickelung annehmen, auch schon beim einzelnen Individuum in dessen Ontogenie nachzuweisen ist. Auch hier werden die Veränderungen am leichtesten verständlich, wenn wir sie unter dem Gesichtspunkt der Zweckmässigkeit betrachten, während eine causalmechanische Erklärung derselben uns gerade in den Hauptpunkten abgeht.

Es wird hie und da gegen solche physiologische Versuche der Vorwurf erhoben, sie seien im Grunde werthlos, da sie Bedingungen schaffen, die in der Natur gar nicht vorkommen. Abgesehen nun davon, dass es schon an sich interessant ist, zu untersuchen, wie der pflanzliche Organismus auf irgend einen äusseren Einfluss reagirt, so dürfte doch auch hiebei für das Verständniss der natürlichen Entwickelung der Pflanzenwelt manche Belehrung gefunden werden können. Das Experiment muss eben, um deutliche Reactionen zu erreichen, so weit wie möglich aus einander liegende Extreme anwenden. Es wird doch z. B. keinem Geologen, der die Entstehung eines Schuttkegels demonstriren wollte, einfallen, die Sandkörnchen eins ums andere fallen zu lassen, sondern er wird genau denselben Effect erreichen, wenn er diesen Vorgang, statt wie in der Natur in Jahrzehnten, in wenigen Sekunden sich abspielen lässt. So finden sich zwar allerdings in der Natur nicht solche plötzliche Uebergänge aus trockener in feuchte Luft, aber die Reaction wird auch bei ganz allmählicher Veränderung dieselbe sein, ja sogar noch eine intensivere, weil während Generationen die Einflüsse viel tiefer zu wirken vermögen.

Litteraturverzeichniss.

1869. **Schloesing** C., *Végétation comparée du tabac sous cloche et à l'air libre.* Compt. rend. 1869.

1871. **Batalin** A., Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Entwickelung der Blätter. Bot. Ztg. 71 p. 669.

1873. **Prantl** K., Ueber den Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum der Blätter. Arb. des bot. Inst. zu Würzburg. I. H. 3 pag. 371.

1874. **Detmer** W., Ueber den Einfluss verschiedener Lichtintensität auf die Entwickelung einiger Pflanzen. Landw. Versuchstat. 73. B. XVI pag. 205.

1876. **Falkenberg** P., Ueber das secundäre Dickenwachsthum von Mesembryanthemum. Nachr. d. k. Ges. der Wiss. zu Göttingen Nr. 4. 76.

1878. **Kraus** G., Ueber einige Beziehungen des Lichtes zur Form- und Stoffbildung der Pflanzen. Flora XXXVI pag. 145. Forsch. auf dem Geb. d. Agr. phys. I. pag. 171.

" **Mayer** A., Ueber die Sauerstoffausscheidungen einiger Crassulaceen. Landw. Versuchstat. XXI, 78, pag. 277.

" **Sorauer** P., Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit. Bot. Ztg. 78, 1 u. 2.

1879. **Koch** Ludw., Untersuchungen über die Entwickelung der Crassulaceen. Heidelberg 1879.

" **de Vries** H., Die Bedeutung der Pflanzensäuren für den Turgor der Zellen. Bot. Ztg. 79.

" **Zacharias** E., Ueber Secretbehälter mit verkorkten Membranen. Bot. Ztg. 79, pag. 617.

1883. **Mer** M. E., Recherches sur les causes de la structure des feuilles. Revue gén. de bot. IV., 92, pag. 481.

" **Stahl** E., Ueber den Einfluss des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung des Laubblattes. S.-A. d. Ztschr. f. Naturw. XVI. Jena 83.

1883. Vesque J., Sur le rôle physiologique des ondulations des parois latérales de l'épiderme. Compt. rend. 83. T. XCVII pag. 201.

" Wilke H., Ueber die anatomischen Beziehungen des Gerbstoffs zu den Secretbehältern der Pflanze. Diss. Halle 83.

" Dannemann J. Fr., Beiträge zur Kenntniss der Anatomie und Entwickelung der Mesembryanthemum-Arten. Diss. Halle 83.

1884. Kraus G., Die Acidität des Zellsaftes. Abh. d. nat.-forsch. Ges. z. Halle 84.

" Russow E., Ueber die Auskleidung der Intercellularen. S.-A. d. Sitzber. der Dorpater nat.-forsch. Ges. VII. 1. Heft 84.

" Vesque J., Sur les causes et sur les limites des Variations de structure des végétaux. Ann. agronom. T. IX pag. 481, T. X pag. 14.

" de Vries H., Ueber die Periodicität im Säuregehalt der Fettpflanzen. Verslagen en Mededeelingen der kon. Akad. v. Wetensch. Natuurkunde. I. 1. Amsterdam 84.

1885. Schenck H., Ueber die Auskleidung der Intercellulargänge. Ber. der D. bot. Ges. III, 85, pag. 217.

" Warburg O., Ueber die Stellung der organischen Säuren im Stoffwechsel der Pflanzen. Ber. der D. bot. Ges. III, 85, pag. 281.

1886. Dufour L., Influence de la lumière sur la structure des feuilles. Bull. d. soc. bot. de France, 86, pag. 92.

" Haberlandt G., Ueber das Assimilationssystem. Ber. der D. bot. Ges., 86, pag. 206.

" Kohl J. G., Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig 1886.

" Mer M. E., Observations sur la répartition des stomates, à propos de la communication de M. Dufour. Bull. d. soc. bot. de France, 86, 33, pag. 121.

1886—88. Warburg O., Ueber die Bedeutung der organischen Säuren für den Lebensprocess der Pflanzen (speciell der sog. Fettpflanzen) in W. Pfeffer, Untersuchungen am bot. Inst. zu Tübingen. Bd. II, 86—88. Leipzig, pag. 53.

1886. van Wisselingh C., Sur les revêtements des espaces intércellulaires. Arch. néerland. I. XXI. 86. Referat. Bot. C. Bl. 87. No. 12.

1887. Wagner E., Ueber das Vorkommen und die Vertheilung des Gerbstoffs bei den Crassulaceen. Inaug.-Diss. Göttingen 87.

1889. Koeppen M., Ueber das Verhalten der Rinde unserer Laubbäume während der Thätigkeit des Verdickungsringes. Nova acta Ac. Leop.-Carol. nat. curios. t. LIII Nr. 5 pag. 433. Halle 89.

" Wiesner J., Der absteigende Wasserstrom und dessen physiologische Bedeutung. Bot. Ztg. 89 pag. 1 u. 24.

1890. Aubert E. M., Sur la repartition des acides organiques chez les plantes grasses. Rev. gén. de bot., 90, pag. 369.

" Bokorny Th., Zur Kenntniss des Cytoplasmas. Ber. der D. bot. Ges. VIII. 90, pag. 101.

" Palladin W., Transpiration als Ursache der Formenveränderung etiolirter Pflanzen. Ber. der D. bot. Ges. VIII, 90, pag. 364.

1891. Aubert M. E., Recherches sur la turgescence et la transpiration des plantes grasses. Ann. des sc. nat. sér. VII t. XVI bot.

1891. Mangin L., Étude historique et critique sur la présence des composées pectiques dans les tissus des végétaux. Journ. de bot. 5, 91, pag. 400.

„ Palladin W., *Eiweissgehalt der grünen und etiolirten Pflanzen.* Ber. der D. bot. Ges. IX, 91, pag. 194.

„ Wiesner J., Formveränderungen von Pflanzen in absolut feuchtem Raum und im Dunkeln. Ber. der D. bot. Ges. IX, 91, pag. 46.

1892. Aubert M. E., Recherches sur la respiration et l'assimilation des plantes grasses. Rev. gén. de bot. IV 92.

„ Klemm P., Ueber die Aggregationszustände in Crassulaceenzellen. Ber. der D. bot. Ges. 92, X, pag. 237.

„ de Lamarlière M. L. G., Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. Rev. gén. de bot. IV, 92, pag. 481.

1893. Stahl E., Regenfall und Blattgestalt. Annales du Jard. bot. de Buitenzorg. S.-A. Leiden 93.

1894. Stahl E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Ztg. 94.

1896. Haberlandt G., Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 96.

„ Hoffmann J., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Arten der Gattung Sempervivum. Oesterr. bot. Ztg. XLVI Nr. 6. Sept. 96.

„ Kerner von M., Pflanzenleben 1896.

„ Warming, Oekologische Pflanzengeographie 1896.

„ Stahl E., Ueber bunte Laubblätter. Extrait des Annales du Jardin bot. de Buitenzorg. Vol. XIII. Leiden 1896.

1898. Dassonville M. Ch., Influence des sels minéraux sur la forme et la structure des végétaux. Rev. gén. de bot. 98.

„ Schimper A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 98.

1900. Anheisser R., Ueber die aruncoide Blattspreite. Flora 1900.

Ueber die Ursachen der Knospenlage der Blätter.

Von

W. Arnoldi.

Obgleich sehr viele Arbeiten über Entstehung, Entwickelung und andere morphologische und biologische Eigenschaften der Blattorgane erschienen sind, bleibt bis jetzt die Frage über die Knospenlage der Blätter wenig aufgeklärt, und sind die Ursachen oder Factoren, die diese oder jene Knospenlage bedingen, noch sehr dunkel. In dieser Beziehung sind nun zwei Arbeiten von Bedeutung — die „Allgemeine Morphologie“ von Hofmeister und die Untersuchungen von Diez „Ueber die Knospenlage der Laubblätter“, Flora 1887.

Im Absatze 14 seines Werkes bespricht Hofmeister die Knospenlage der Blätter und gibt folgende Definition der Knospenlage und der ihr folgenden Entfaltung der Blätter: „Die Blattgebilde zeigen auf früheren Stufen der Entwickelung sehr allgemein ein anderes Verhältniss des Wachsthums der vorderen (der Achsenspitze zugewendeten) Fläche zu demjenigen der Rückenfläche, als während der letzten Phase der Entwickelung. Das junge Blatt hat fast allerwärts in der Knospe eine andere Richtung und Lage als nach der definitiven Ausbildung. Der Uebergang aus dieser Knospenlage in die von ihr abweichende bleibende Stellung ist die Entfaltung der Blätter.“

Aus Obigem sieht man schon deutlich, dass Hofmeister die Ursachen der Knospenlage in den Wachsthumsverhältnissen der Blätter begründet. Und in der That wird diese Annahme durch die folgende Besprechung bestätigt. Die verschiedenen Formen der Knospenlage — klappige (valvate), deckende (imbricative), reitende, einwärts gerollte (convolutive), contorte, eingerollte (involutive), gefaltete (plicative) und rückwärts gerollte — werden als Folgen des ungleichmässigen Wachsthums des Blattes erklärt. Ueberall, den letzten Fall ausgenommen, überwiegt in der Knospenlage das Wachsthum der Rückenfläche eines Blattes dasjenige seiner Vorderfläche; die rückwärts gerollte Knospenlage kommt durch das Ueberwiegen des Wachsthums der Vorderfläche über das der Hinterfläche zu Stande.

Als ein zweiter, die Knospenlage der Blätter bestimmender Factor kommen in Betracht die Raumverhältnisse der Knospen, was am besten bei solchen Pflanzen hervortritt, deren Blätter mit Stipeln versehen sind. Das ist der Fall z. B. bei einheimischen Waldbäumen — Eichen, Buchen, Erlen, Ulmen u. s. w.

Aus dieser Besprechung der Angaben von Hofmeister sieht man schon, dass Hofmeister eine wahre und geistvolle Anschauung über die Ursache der Knospenlage geäussert hat. Sie ist aber keine vollständige. Der Verfasser sagt nichts Näheres über die Wachsthumsverhältnisse, welche die Knospenlage fördern, da es bekannt ist, dass das Wachsthum der Blätter aus zwei Componenten gebildet wird — nämlich aus dem Embryonalwachsthum und aus der Streckung. Die Vertheilung des embryonalen Wachsthums und dessen Bedeutung für die Knospenlage sind bei ihm ganz ohne jede Berücksichtigung geblieben. Die Raumverhältnisse und deren Bedeutung sind auch nicht mit nothwendiger Klarheit besprochen; ferner sind andere Eigenschaften der Blätter, welche, wie später gezeigt wird, einen Einfluss auf die Knospenlage haben, gar nicht berücksichtigt worden.

Also ist die Auffassung Hofmeister's eine bedeutungsvolle, aber keine vollständige Antwort auf die Frage über die Knospenlage der Blätter. Eine andere, dieser Frage nahe stehende Arbeit stammt von Rudolf Diez. Sie hat einen etwas anderen Charakter und beschäftigt sich mehr mit der Description verschiedener Knospenformen bei sehr vielen Vertretern einer grossen Reihe der Familien.

Der Verfasser dieser Arbeit verfolgte hauptsächlich die Lösung der Frage, ob die Knospenlage allein von der Blattform abhängig sei oder ob sie unabhängig von der Blattform ein charakteristisches Merkmal ganzer Familien und Gattungen darstellt, deren Vertreter verschieden geformte Blätter aufweisen.

Nachdem der Verfasser die Knospenlage bei sehr vielen Pflanzen untersucht hatte, geht er zu den allgemeinen Schlüssen über. Es hat sich nämlich gezeigt, dass es nur äusserst wenig solcher Familien gibt, deren sämmtliche Repräsentanten stets gleiche Knospenlage haben. So z. B. Nymphaeaceen mit von beiden Seiten eingerollter Knospenlage[1]), Polygonaceen mit von beiden Seiten zurückgerollter Knospenlage, Scitamineen mit spiralig eingerollten Blättern und Mimoseen mit stets flachen Fiederblättchen. Auch unter den Gattungen sind nur wenige vorhanden, deren Arten gleiche Knospenlage haben, dagegen, bei gleicher oder ähnlicher Blattform, ist die Knospenlage unter den Arten einer Gattung sehr häufig dieselbe, z. B. bei Magnolia, Epimedium, Juglans, Melianthus, Sambucus u. a.

---

[1]) Die Primärblätter von Nymphaeaceen, welche eine andere Knospenlage haben, sind hier nicht erwähnt.

Aus den verschiedenen Beispielen ist es klar geworden, dass bei gleicher Blattform sehr oft die gleiche Art der Knospenlage vorkommt, und ferner dass die deutlich ausgeprägte Nervatur auch für die Knospenlage maassgebend sein kann. Einen Einfluss auf die Knospenlage hat auch die scharf ausgesprochene Consistenz der Blätter. Die Nebenblätter und Blattstielscheiden üben auch einen Einfluss auf die Knospenlage aus, indem sie die Raumverhältnisse stark verengen, z. B. Magnolia, Rheum, Liriodendron u. a.

Nebst diesen Schlüssen weist der Verfasser auf den Zusammenhang einiger Knospenlagen und Lebensbedingungen oder biologischen Eigenschaften der Blätter hin. So zeigen die meisten Schwimmblätter die gerollte Knospenlage, was der Verfasser mit der schwachen Nervatur und lederigen Consistenz dieser Blätter in Zusammenhang bringt. Er weist auch hin auf den Nutzen der Knospenlage, indem er kurz auf einige Anpassungen zum Schutze der jungen Blätter in der Knospenlage aufmerksam macht. Das Hauptverdienst dieser Arbeit liegt ohne Zweifel in der Masse der erforschten Formen und in dem Beweise, dass die Knospenlage als kein phylogenetisches Merkmal aufgefasst werden darf und lediglich mit der Form und dem Bau der Blätter zusammenhängt.

Was die allgemeine Anschauung des Verfassers bezüglich der Ursachen der Knospenlage betrifft, so sehen wir, dass er im Vergleich mit den Hofmeister'schen Anschauungen einen Rückschritt gemacht hatte. So bleiben in dieser Arbeit die Wachsthumsverhältnisse der Blätter ohne jeder Berücksichtigung, obgleich Hofmeister auf sie hingewiesen hatte. Die Raumverhältnisse und der Einfluss der Formen der Blätter sind auch nicht scharf betont.

Eine ähnliche, nur die verschiedenen Formen der Knospenlage beschreibende Arbeit stammt von Wydler[1]) und findet sich in der „Flora" 1851. Sie ist weder von Hofmeister, noch von Diez erwähnt, enthält aber eine gute Beschreibung und Eintheilung der verschiedenen Typen der Blattknospen. Der oben genannte Verfasser beschränkt sich nur auf die Beschreibung der Knospenlage und beschäftigt sich nicht mit den Fragen über die Ursachen der Knospenlage.

Aus allem Mitgetheilten geht klar hervor, dass die Frage über die Ursachen der Knospenlage nicht als entschieden betrachtet werden kann.

---

[1]) Wydler, Ueber die Knospenlage der Blätter in übersichtlicher Zusammenstellung. Flora 1851.

Auf den Vorschlag von Herrn Prof. Dr. Goebel habe ich mich mit der Frage über die Ursachen der Knospenlage der Blätter befasst, und indem ich zur Schilderung meiner Beobachtungen übergehe, erlaube ich mir, Herrn Prof. Dr. Goebel für seine allseitige Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Dr. Lang für seine Hilfe bei der Redaction des deutschen Textes zu Dank verpflichtet.

In der oben erwähnten Arbeit von Diez sind sehr verschiedene Fälle der Knospenlage beschrieben; es unterscheidet dieser Autor ca. 14 Hauptformen[1]) und eine Anzahl der Combinationen, zu welchen diese Formen sich vereinigen. Eine solche Eintheilung scheint mir aber überflüssig zu sein, da die meisten Formen durch verschiedene Uebergangsstufen mit einander verbunden sind und nicht scharf definirt werden können.

Die Eintheilung, welche Hofmeister gibt, ist mehr natürlich, da bei ihr die Wachsthumsvertheilung als maassgebendes Princip in den Vordergrund tritt. Aber wie ich früher hervorhob, sind die Anschauungen von Hofmeister bezüglich der Wachsthumsverhältnisse der Blätter keine klaren, und es ist hier das embryonale Wachsthum der Blätter zu berücksichtigen.

Wie bekannt, werden die Blätter als Wülste oder Höcker aus dem embryonalen Gewebe am Sprossscheitel angelegt. Bald aber geht das embryonale Blattgewebe in das Dauergewebe über und das folgende Wachsthum eines Blattes wird auf die Streckung zurückgeführt.[2]) Wenn wir jetzt das embryonale Wachsthum der Blätter näher in Betrachtung ziehen, können wir sämmtliche Typen der Knospenlage der Blätter (der Phanerogamen) ganz natürlich in grössere und umfassendere Abtheilungen vereinigen.

Bei einigen Blättern geht das embryonale Wachsthum am Scheitel des Blattes eine lange Zeit vor sich, während bei anderen das embryonale Scheitelwachsthum bald aufhört und durch das embryonale Randwachsthum vertreten wird.

---

[1]) Die Hauptformen sind folgende: flache, zusammengelegte, kielförmige, rinnenförmige, strahlig gefaltete, längsfaltige, wellig querfaltige, spiralig eingerollte, übergerollte, von beiden Seiten eingerollte, von beiden Seiten zurückgerollte, übergerollte, schneckenförmig eingerollte, rückwärts übergerollte. Diez, l. c.

[2]) Sonntag, Ueber Dauer des Scheitelwachsthums und Entwickelungsgeschichte des Blattes. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik XVIII. 1887.

Das Randwachsthum kann entweder gleichmässig auf den beiden Seiten des Blattes vor sich gehen oder auf einer Seite intensiver als auf der anderen auftreten.

Nach diesem Princip kann man jetzt die sämmtlichen Formen der Knospenlage gruppiren und zwar in folgender Weise:

I. Blätter mit fortdauerndem Scheitelwachsthum — schneckenförmig eingerollte Knospenlage;

II. Blätter mit sehr bald aufhörendem Scheitelwachsthum und fortdauerndem Randwachsthum:
  - a) das Wachsthum geht gleichmässig auf den beiden Rändern des Blattes vor sich — flache, rinnen-, keilförmige, spiralig eingerollte, zusammengelegte Knospenlage und verschiedene Modificationen derselben;
  - b) das Wachsthum geht ungleichmässig auf den beiden Seiten des Blattes vor sich — gerollte Knospenlage:
    - α) stärker auf der äusseren Seite — von beiden Seiten eingerollte Knospenlage;
    - β) intensiver auf der inneren Seite — von beiden Seiten zurückgerollte Knospenlage.

Diese Eintheilung der Formen der Knospenlage ist natürlich keine absolut strenge, da manche Uebergänge zwischen genannten Typen vorhanden sind. Im grossen Ganzen kann sie aber vortheilhaft durchgeführt werden.

Die Vertheilung des embryonalen Wachsthums kann aber allein die verschiedenen Formen der Knospenlage nicht erklären. Es kommen hiebei verschiedene andere Factoren in Betracht, welche erst später ausführlicher besprochen werden sollen. Hier sei nur bemerkt, dass das embryonale Wachsthum selbst mit der definitiven Form der Blätter in engstem Zusammenhang steht. Die definitiven Formen der Blätter ihrerseits sollen als Resultat des phylogenetischen Entwickelungsganges der Pflanzen betrachtet werden.

Ich gehe jetzt zur Schilderung einer Reihe von Beispielen der verschiedenen Formen der Knospenlage, um aus ihnen die Bedeutung von diesen Factoren zu beweisen und die Rolle der anderen zu erklären. — Zu der ersten Gruppe der Pflanzen, die fortdauerndes Spitzenwachsthum besitzen, gehört eine geringe Anzahl der Repräsentanten und in erster Linie die Cycadeen, dann die Familie der Droseraceen, von welchen zuerst Drosophyllum lusitanicum zu nennen ist. Die Knospe von Drosophyllum lusitanicum ist ganz locker gebaut, die Blätter entbehren der Stipulae, ferner haben sie keine aus der

Lamina hervortretenden Rippen, bilden also solche Knospen, deren Lage nur von den Wachsthumsverhältnissen allein abhängig ist.[1])

Das Blatt von Drosophyllum bleibt länger schneckenförmig nach aussen eingerollt und zeigt an der Spitze das embryonale Gewebe in einer Länge von ca. 20 mm. Das Wachsthum geht nicht gleichmässig auf den beiden Blattflächen vor sich, und zwar erfolgt es viel intensiver auf der inneren Seite, was die oben besprochene Einrollung beeinflusst.

Ganz analog wie Drosophyllum verhalten sich in dieser Beziehung die lang- und dünnblätterigen Drosera-Arten, wie Dr. pedata, Dr. binata u. a. Ihre Blätter zeigen auch eine lange Zeit das Vorhandensein des embryonalen Gewebes auf den Blattspitzen; aber es sind die Blätter in der Richtung von aussen nach innen eingerollt.

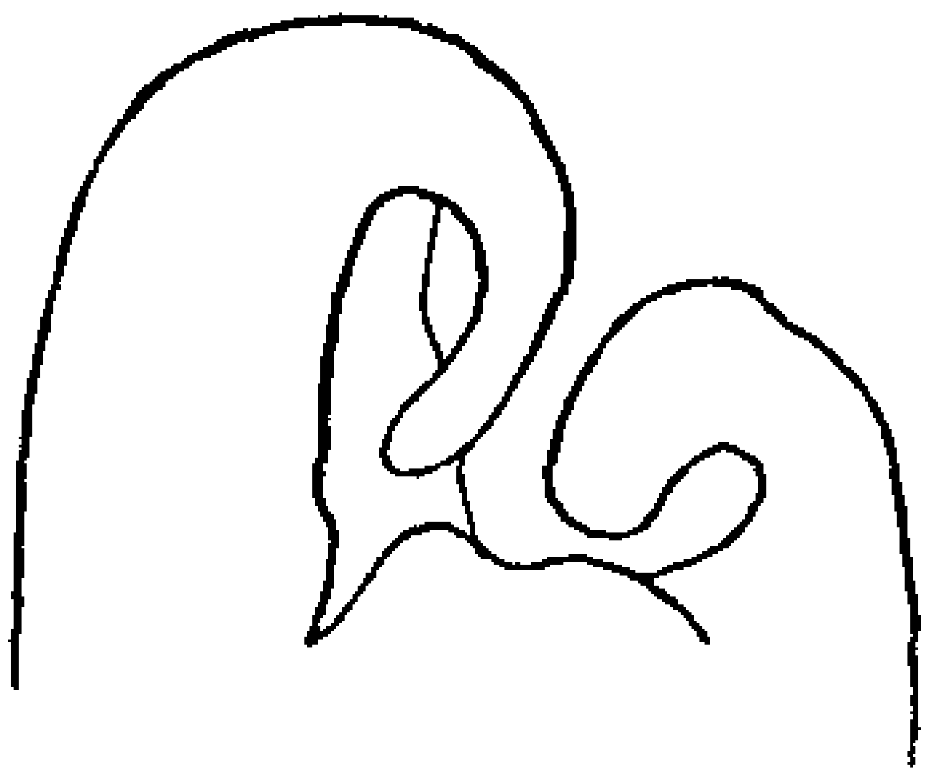


Fig. 1. Drosera capensis. Längsschnitt durch die Knospe.

Je breiter und kürzer die Blätter von verschiedenen Drosera-Arten sind, desto geringer wird das embryonale Scheitelwachsthum und desto mehr tritt das Randwachsthum hervor. Drosera capensis (Fig. 1), Dr. longifolia, Dr. rotundifolia zeigen die verschiedenen Stufen dieses Vorganges, wie es bei der beigegebenen Tabelle I zu sehen ist.

Tabelle I.

Name der Pflanze	Länge des erwachs. Blattes	Länge des Blattes, wenn das Scheitelw. beendet	Verhältn.-Zahlen	Breite des erwachs. Blattes	Breite des Blattes, wenn das Randw. beendet	Verhältn.-Zahlen
Drosophyllum lusit.	150 mm	20 mm	1 : 7,5	2 mm	0,2 mm	1 : 10
Drosera binata . .	140	15	1 : 9,3	2—2,5	0,2	1 : 10—12
Dr. capensis . .	80	1,5	1 : 60	4	0,25	1 : 16
Dr. longif. . . .		0,9		4—5	0,22	1 : 20
Dr. intermed. . .	40	0,5	1 : 80	4	0,3	1 : 13
Dr. rotund. . .	32	0,5	1 : 64	7—8	0,32	1 : 21—24

Nach Sonntag's Angaben zeigen die Blätter von Cycas Thouarsii ein embryonales Scheitelwachsthum in einer Länge von ca. 50 cm! Ich habe die Theilblättchen von Cycas revoluta untersucht und kann folgende Zahlen für die noch mit meristematischer Spitze versehenen

---

1) Die Abbildung der Knospenlage von Drosophyllum lusitanicum s. in Goebel's Organographie Fig. 330.

Blättchen geben. Das ausgewachsene Blättchen ist ca. 250 mm lang; dasselbe mit dem meristematischen Scheitel erreicht ca. 40 mm in der Länge!

Wenn wir jetzt die Zahlen dieser Tabelle I mit den Sonntagschen Angaben und den der Tabellen II—V dieser Arbeit vergleichen, können wir sehen, dass die langblätterigen Droseraceen eine Sonderstelle unter allen anderen Phanerogamen (Cycadeen ausgenommen) bezüglich der Dauer ihres embryonalen Scheitelwachsthums einnehmen. Bei Heracleum Spondylium sind nach Sonntag's Angaben die Verhältnisse zwischen der Länge des Blattes mit noch meristematischem Scheitel und derjenigen des ausgewachsenen Blattes $^{8}/_{300} = 1/37$. Alle anderen von Sonntag untersuchten Blätter zeigen viel grössere Verhältnisse.

Ausser der Familie der Droseraceen sind die Fälle der schneckenförmigen Einrollung bei den Phanerogamen ziemlich selten. Nach den Angaben von Diez hat Utricularia montana schneckenförmig eingerollte Blätter in der Knospe, was mit der Beschreibung des Wachsthums bei dieser Pflanze, welche Goebel in seinen Arbeiten ¹) gibt, übereinstimmt. Leider sind die jungen Blätter von dieser Utricularia in der Knospenlage nicht abgebildet und das Material war mir unzugänglich.

Ausser den Blättern zeigen auch andere Organe lang andauerndes Spitzenwachsthum und damit verbundene schneckenförmige Einrollung der Vegetationsspitze. Es seien hier die Ausläufer und Sprosse von verschiedenen Utricularien erwähnt, wie das eingehend von Goebel untersucht und abgebildet worden ist.²)

Zu dieser Kategorie sollen auch einige Ranken gestellt werden. Während einige Ranken ein sehr kurzes Embryonalwachsthum zeigen und dadurch in der Knospe fast gerade oder etwas gekrümmt bleiben (z. B. Bryonia, Fig. 2), zeigen andere ein etwas längeres embryonales Wachsthum und sind in der Knospe entweder stark gekrümmt oder eingerollt (Lagenaria, Sicyos, Benincasa, Fig. 3). So zeigen die drei letzten Cucurbitaceen an der Spitze embryonales Gewebe zur Zeit, wo die junge Ranke 1—2 mm lang ist, während die Ranken von

---

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen pag. 127 ff. Dort auch sämmtliche Litteraturangaben. — Id., Ueber die Jugendzustände bei Pflanzen. Flora 1889. Auf pag. 41 schreibt der Verfasser: „Die Laubblätter (von Utricularia montana) sind dadurch ausgezeichnet, dass sie, im Gegensatz gegen andere Phanerogamenblätter, lange an der Spitze wachsen."

2) Id. Pflanzenbiologische Schilderungen.

Bryonia das embryonale Gewebe verlieren zu einer Zeit, wo die Ranke 0,8—0,9 mm lang ist. Die später so stark hervortretende Einrollung dieser Ranke ist nur Folge des intercalaren Wachsthums und der Streckung der schon aus Dauergewebe bestehenden Ranken.

Endlich zeigen die Kelchzähne einiger Valerianeen, welche sich später in den Flugapparat umbilden, eine schneckenförmige Knospenlage und damit verbundenes embryonales Scheitelwachsthum. So besetzen die Kelchzähne von Centranthus rubra (Fig. 4) einen meristematischen Scheitel in der Länge von 1,4 mm, Valeriana officinalis zeigt dasselbe in der Länge von 0,9 mm. Da die definitive Länge dieser Organe nur 6—7 mm erreicht, kann man sagen, dass das embryonale Scheitelwachsthum bei diesen Organen eine verhältnissmässig sehr lange Zeit dauert. Für Centranthus sind die Verhältnisszahlen also $^{7}/_{1,4} = 1:5$, für Valeria $^{7}/_{0,9} = 1:8$.

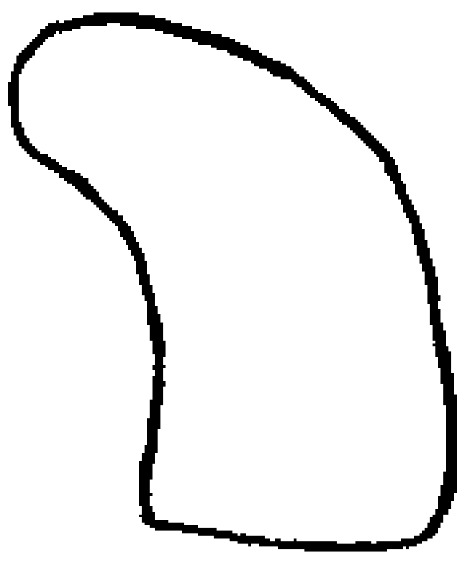


Fig. 2. Bryonia dioica. Eine junge mit dem noch meristemat. Scheitel versehene Ranke. Sie ist etwas gekrümmt, aber nicht eingerollt.

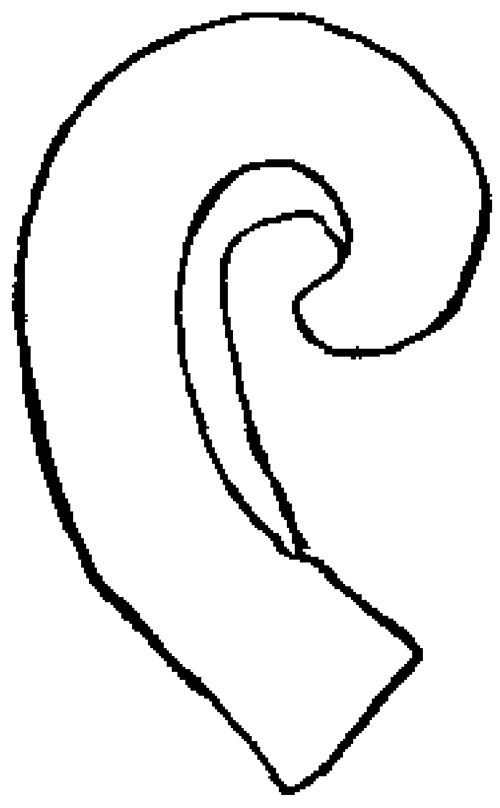


Fig. 3. Lagenaria vulgaris. Eine junge mit meristematischen Gipfel versehene Ranke. Sie ist in der Knospe eingerollt.

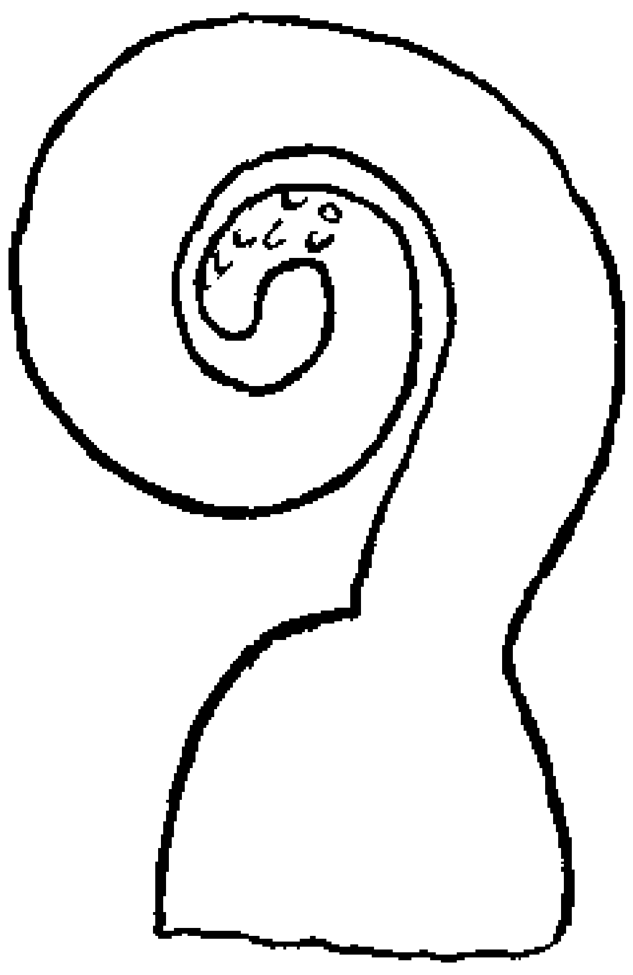


Fig. 4. Centranthus rubra. Ein Kelchzahn, welcher wegen des starken Scheitelwachsthums in der Knospe stark schneckenförmig eingerollt ist.

Aus Obigem geht deutlich hervor, dass die schneckenförmige Einrollung an das fortdauernde embryonale Scheitelwachsthum gebunden ist. Es fragt sich nun, woher rührt die eigentliche Einrollung der Blätter? Es ist nicht schwer, sich zu überzeugen, dass die Einrollung eine unbedingte Folge des ungleichmässigen Wachsthums am Scheitel der Organe ist. Bei allen untersuchten Pflanzen wächst die convexe Seite des Organes in der Knospenlage immer intensiver als die concave und verliert zuerst ihren embryonalen Charakter. Die auftretenden Intercellularräume, die sich bildenden verschiedenen Haare, das Auftreten des Chlorophylls und ähnliche Vorgänge weisen übereinstimmend auf die Ausbildung des Dauergewebes hin.¹) Einige Zahlenangaben erlauben noch besser die ungleichmässigen

---

1) Siehe auch Sonntag l. c.

Wachsthumsverhältnisse zu beurtheilen. Bei Drosophyllum lusitanicum haben die Zellen auf einer stark gebogenen Stelle auf der convexen Seite ca. 18 μ im Durchschnitt, während diejenigen der gegenüberliegenden concaven Seite zu gleicher Zeit nur 8 μ breit sind. Die erwachsenen Zellen der schon aufrecht stehenden Blätter sind auf den beiden Seiten ebenso gross und messen ca. 33 μ. Es sind also während der Entfaltung des Blattes die Zellen der convexen Seite beinahe zwei Mal so gross geworden, dagegen diejenigen der concaven mehr als vier Mal. Das sind nur die Angaben vom Durchmesser. Die Volumenzunahme der einander gegenüberliegenden Zellen an den bezeichneten Stellen differenzirt noch mehr. Die Ausbildung der Tentakeln bei Drosera-Arten zeigt auffallend die zeitliche Vertheilung des überwiegenden Wachsthums auf den beiden Seiten des Blattes.[1])

Während Drosophyllum, Drosera pedata, binata und capensis eine ausgesprochene schneckenförmig eingerollte Knospenlage besitzen, zeigen die anderen Droseraceen einen Uebergang zu anderen Formen der Knospenlage, und zwar sind die Blätter von Drosera rotundifolia in der Knospenlage ganz deutlich von beiden Seiten eingerollt oder eingebogen, was mit dem zunehmenden Randwachsthum in Einklang steht. Diese Pflanze zeigt also auf einen Uebergang zwischen den schneckenförmig eingerollten und anderen Typen der Knospenlage hin. An diese Drosera-Art schliessen sich auch andere Pflanzen, z. B. Soldanella-Arten, an. Die Knospen von Soldanella montana oder alpina sind locker gebaut, die Blättchen zeigen zuerst auch ein kurzes Scheitelwachsthum, welches dann in das Randwachsthum übergeht.

Bei dem grössten Theile der Pflanzen hört das Spitzenwachsthum der Blätter sehr früh auf und bedingt nicht die Form der Knospenlage. Sie hängt von den anderen Wachsthumsverhältnissen und Factoren ab.

---

1) Ebensolche Wachsthumsverhältnisse und damit verbundene schneckenförmige Knospenlage sind, wie bekannt, fast ausschliesslich allein bei den Farnwedeln vorhanden, welche in manchen Fällen selbst Monate lang das vor sich gehende Spitzenwachsthum aufweisen. Zwischen allen anderen Farnen zeichnet sich aber eine kleine Gruppe der Hymenophyllaceen dadurch aus, dass sie keine schneckenförmige Knospenlage zeigt. Nach Untersuchungen Giesenhagen's (Die Hymenophyllaceen, Flora 1890) breiten sich die schildförmigen Blätter von Trichomanes Hildebrantii und peltatum an ihrem ganzen Umfange fortwährend von Anfang fächerförmig aus (siehe Abb. l. c. 1, 26). Das Scheitelwachsthum geht eine gewisse Zeit vor sich, dann hört es auf und das Randwachsthum tritt zu Tage, durch welches die definitive Form des Blattes bestimmt wird.

Ich schildere jetzt zuerst solche Fälle, in welchen die Knospenlage durch das gleichmässig auf beiden Rändern des Blattes vor sich gehende Embryonalwachsthum bestimmt wird. Zu dieser Kategorie sollen in erster Linie die sog. flachen, rinnen- und kielförmigen Formen der Knospenlage gestellt werden als einfachere. Ihnen folgen verschiedene Typen der zusammengelegten Knospenlage, und zwar glatte, wellig-querfaltige und ähnliche Formen.

Die flache Knospenlage kommt bei verschiedenen Pflanzen vor, welche nach der Form ihrer Blätter ganz verschieden sind. Die linealen, lanzettlichen, ellyptischen, eiförmigen u. ä. Blätter können, wie es schon Diez[1]) gezeigt hat, diese Knospenlage haben. Diese flache Form ist nicht streng von der ihr nahestehenden kiel- oder rinnenförmigen zu unterscheiden. Als Beispiel zur Erklärung der flachen Knospenlage kann man Blätter einiger Veronica- oder Mentha-Arten nehmen. Das Primordialblatt von Veronica beccabunga besteht aus einem Höcker, in welchem sich sehr bald nach seiner Entstehung ein Mittelnerv differenzirt, von welchem nach links und rechts die beiden Laminarhälften herauswachsen. Sie haben, wie es aus der Tabelle II zu sehen ist, ein sehr kurze Zeit vor sich gehendes Spitzen- und Randwachsthum und liegen fest mit ihren inneren Flächen einander an. Sie haben keine Nebenblätter, ihre Seitennerven sind schwach ausgebildet und treten erst nach Beendigung des embryonalen Wachsthums aus der Lamina heraus. Auf der Fig. 5 *A B* sind Blätter von Mentha aquatica und Veronica beccabunga dargestellt. Zuerst werden sie ganz flach, dann ändert sich die Form der einzelnen Blätter. Die Gewebedifferenzirung und die Bildung der Anhangsgebilde geht ganz gleichmässig auf den beiden Seiten vor sich. Da diese Pflanzen eine ziemlich locker gebaute Knospe haben und keine Stipeln bilden, ist die Knospenlage nur durch Wachsthumsverhältnisse und gegenseitige Lage der Blätter

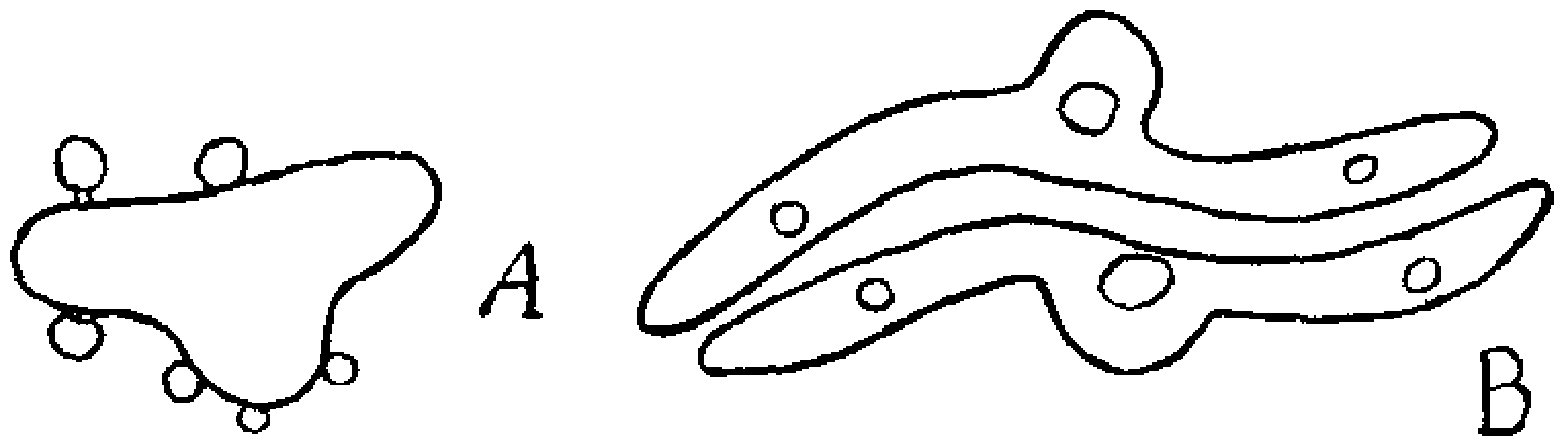


Fig. 5. *A* **Mentha aquatica.** *B* **Veronica beccabunga. Die flache Knospenlage der jungen Blätter.**

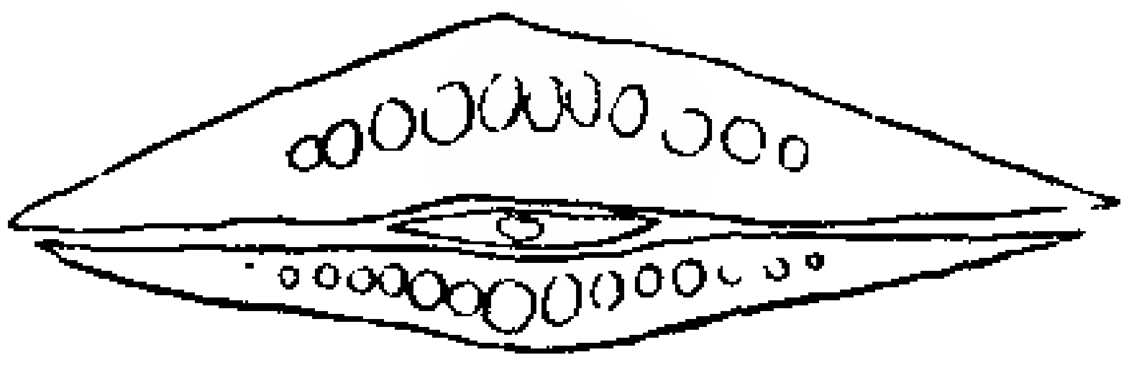


Fig. 6. Amaryllis sp. Flache Knospenlage d. jungen Blätter steht im Einklange mit den Raumverhältnissen d. Knospe.

---

[1]) Diez, l. c. Beispiele pag. 566 ff.

bestimmt. Diese Knospenlage ist in manchen Fällen lediglich durch die Form der Blätter bedingt. So haben z. B. alle bandförmigen, vollständig undifferenzirten Blätter der Wasserpflanzen diese flache Knospenlage. Ich weise nur auf Potamogeton natans, Alisma, Sagittaria u. s. w. hin. In anderen Fällen steht die Consistenz der Blätter in directem Zusammenhang mit ihrer Knospenlage. So haben verschiedene Mesembryanthemum-Arten mit sehr dicken Blättern flache Knospenlage, wie es für Mesembryanthemum obconellum und M. perfoliatum von Goebel[1]) und für M. linguaeforme und Crassula ciliata von Henry[2]) abgebildet ist. Das gilt auch für Viscum. Bei anderen Pflanzen steht die flache Knospenlage mit den Raumverhältnissen der Knospe im Einklang. So bei Amaryllis (Fig. 6). Die bandförmigen Blätter sind in den sehr engen Räumen der Knospe flach ausgebreitet.

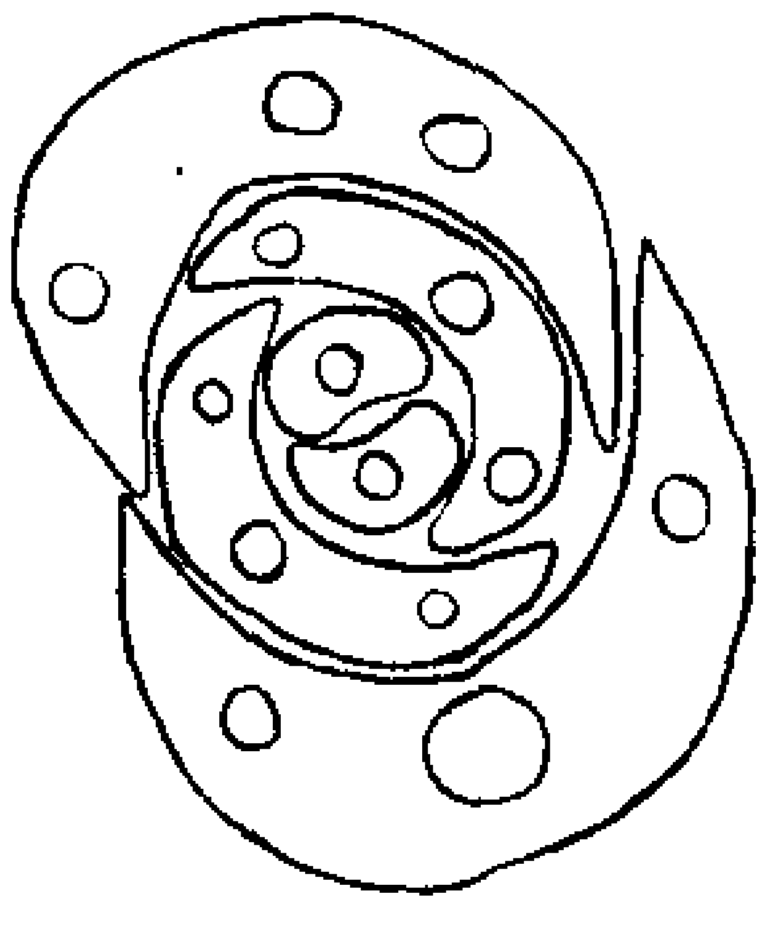


Fig. 7. Dianthus barbatus. Rinnenförmige Knospenlage.

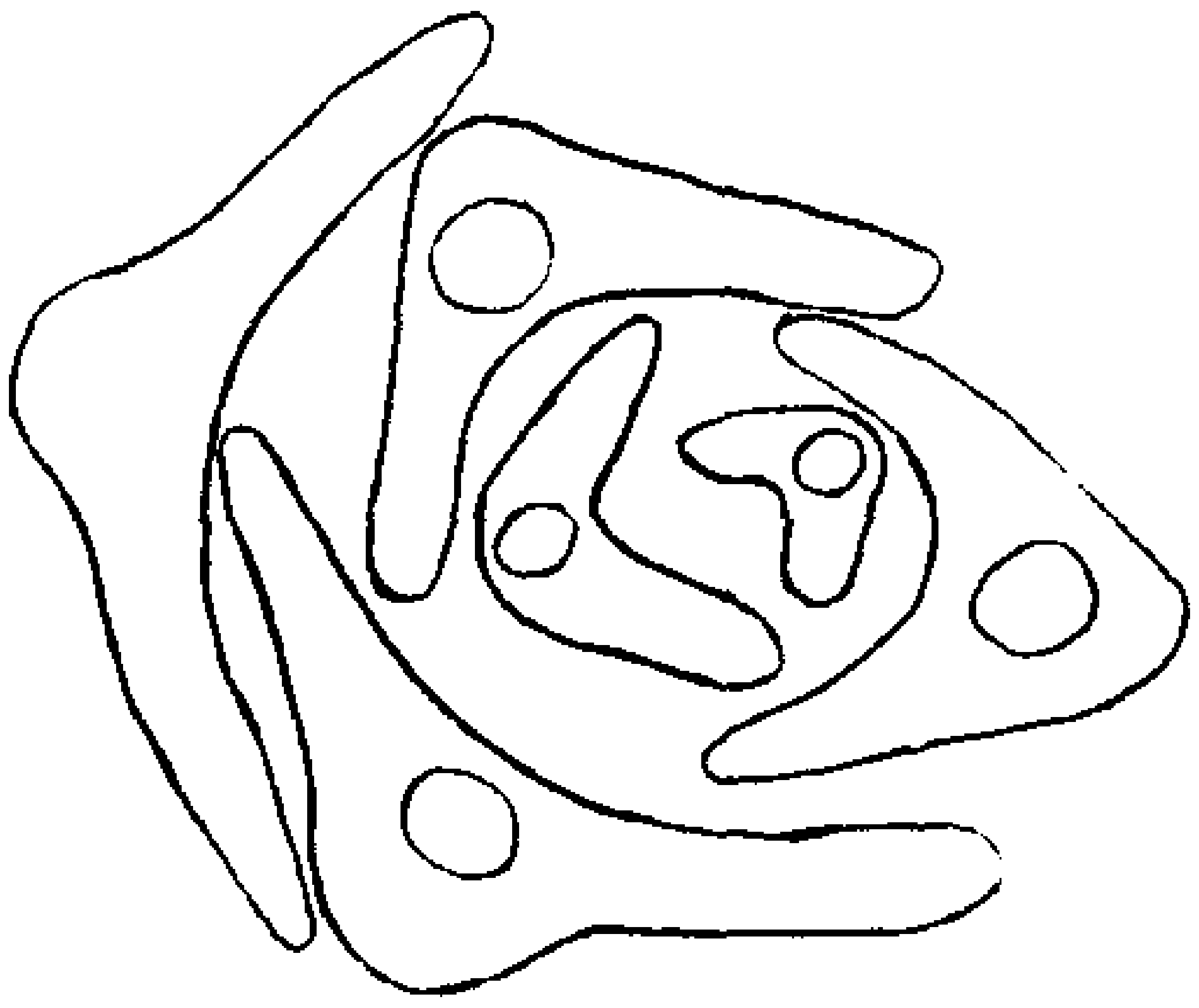


Fig. 8. Rhododendron ferrugineum. Rinnenförmige Knospenlage. Die Mittelnerven gehen allmählich in die Spreiten über.

Alle Pflanzen mit dieser Form der Knospenlage, zu denen auch fast sämmtliche Blätter der Nadelhölzer zu rechnen sind, zeichnen sich durch sehr geringes embryonales Wachsthum aus. Die Blätter von Amaryllis z. B. verlieren ihr meristematisches Gewebe in der Breite von 0,5—0,6 mm. Nach Angaben Sonntag's erreicht die Länge des Coniferenblattes zur Zeit, wo das Scheitelwachsthum beendigt ist, niemals mehr als 0,38 mm; das embryonale Randwachsthum hört auch zu dieser Zeit auf. Endlich zeigen die Zahlen der Tabelle II auch für zwei Veronica- und Mentha-Arten ein sehr geringes embryonales Wachsthum.

---

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen I pag. 49, 51.

2) Henry, Beiträge zur Kenntniss der Laubknospen. N. A. A. C. L. C. Taf. XVII.

Tabelle II.

Name der Pflanze	Definitive Länge des Blattes	Länge des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen	Definitive Breite des Blattes	Breite des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen
Veronica beccab. .	28 mm	0,55 mm	1 : 59	16 mm	0,3 mm	1 : 57
V. Spuria . . .	70	0,4	1 : 170	20	0,3	1 : 65
Mentha aquat. . .	28	0,45	1 : 60	15	0,25	1 : 60
Sedum acre . . .	7	0,1	1 : 70	2	0,1	1 : 20
Semperviv. tect. .	12	0,2	1 : 60	6	0,1	1 : 60
Lysimachia thyrs. .	72	0,51	1 : 140	15	0,3	1 : 50
Circaea lutetian. .	70+30			50	0,3	1 : 160
Campanula rapunc.	100	0,8	1 : 125	30	0,3	1 : 100
Syringa vulgaris .	110+20	0,85	1 : 155	75	0,33	1 : 227
Calla palustris . .	300	3,5	1 : 86	65	2,5	1 : 26
Houttuynia cord. .	100	1,5	1 : 66	56	3	1 : 18—19
Caltha palustris .	450	4	1 : 112	150	7	1 : 21—22

Die flache Form der Knospenlage des Blattes bleibt nicht immer constant und geht oft bei derselben Pflanze in die rinnen- oder keilförmige über, welche von einander nicht zu trennen sind. Dianthus barbatus und andere Dianthus-Arten (Fig. 7) bieten ein Beispiel der typischen rinnenförmigen Knospenlage. Das kommt dadurch zu Stande, dass die Blätter fleischig sind, keine hervortretenden Rippen besitzen und einfache Form haben. Viele Pflanzen mit fleischigem Bau, wie unsere Sempervivum- und Sedum-Arten zeigen dieselbe Knospenlage.

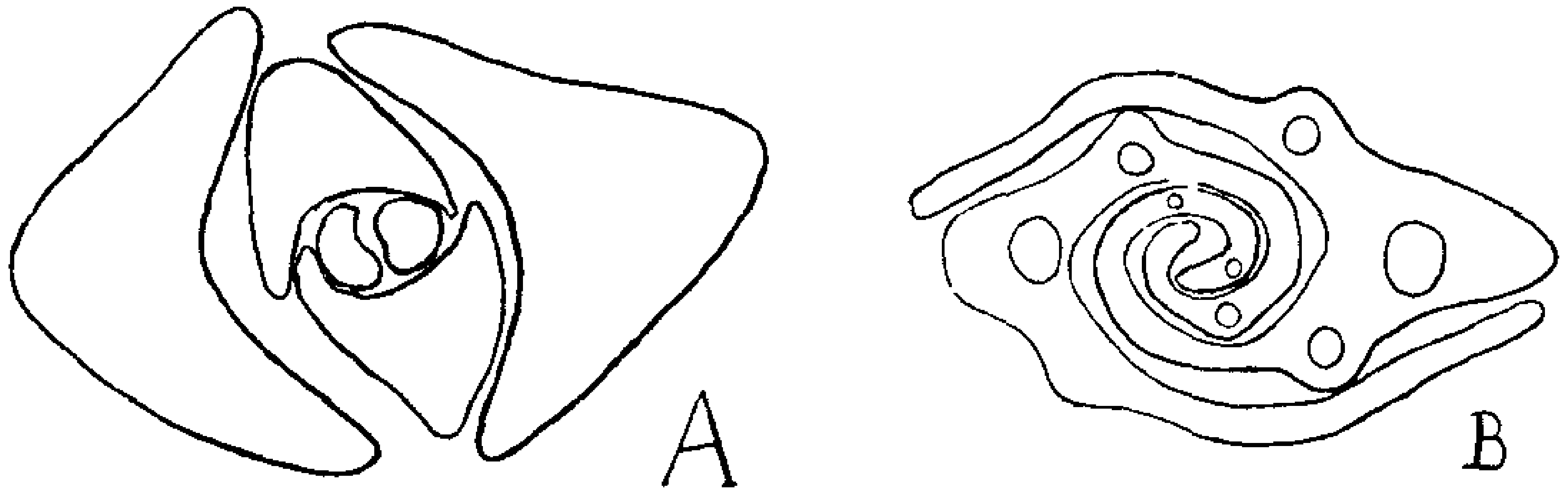


Fig. 9. Scabiosa caucasica. *A* Querschnitt durch die junge Knospe; die Knospenlage der Blätter ist rinnenförmig. *B* Querschnitt durch eine ältere Knospe; die Knospenlage der Blätter ist zwischengerollt.

Als Repräsentanten von diesem Typus kann man Blätter von Lysimachia Rhododendron ferrugineum 1) oder Syringa vulgaris nehmen. Sie werden als kleine Höcker angelegt, bei welchen bald das Spitzen-

---

1) Andere Rhododendron-Arten haben öfters die von beiden Seiten zurückgerollte Knospenlage. S. auch Diez, l. c.

wachsthum aufhört. Es bildet sich ein Mittelnerv, von dem die Spreiten herauswachsen. Der Nerv geht ganz allmählich in die Spreite über, so dass keine scharfe Grenze zwischen diesen Blatttheilen zu unterscheiden ist. Das Randwachsthum geht gleichmässig auf den beiden Seiten des Blattes vor sich.

Bei Rhododendron (Fig. 8) und Lysimachia bleiben die Blätter in der Knospe klein und bewahren bis zur Entfaltung ihre rinnenförmige Knospenlage. Anders geschieht es bei solchen Pflanzen, bei welchen die Blätter schon in der Knospe ziemlich stark auswachsen. Die Knospenlage der Blätter von Scabiosa caucasica auf den jungen Stadien ist rinnenförmig (Fig. 9*A*). Es wachsen nachher rasch die Lamina aus, und da die Blätter einander gegenüber liegen, rollen sich ihre Lamina in einander und bilden die von Diez als „zwischengerollt“ bezeichnete Knospenlage. Die anderen Hälften des Blattes wachsen beinahe gerade aus (Fig. 9 *B*).

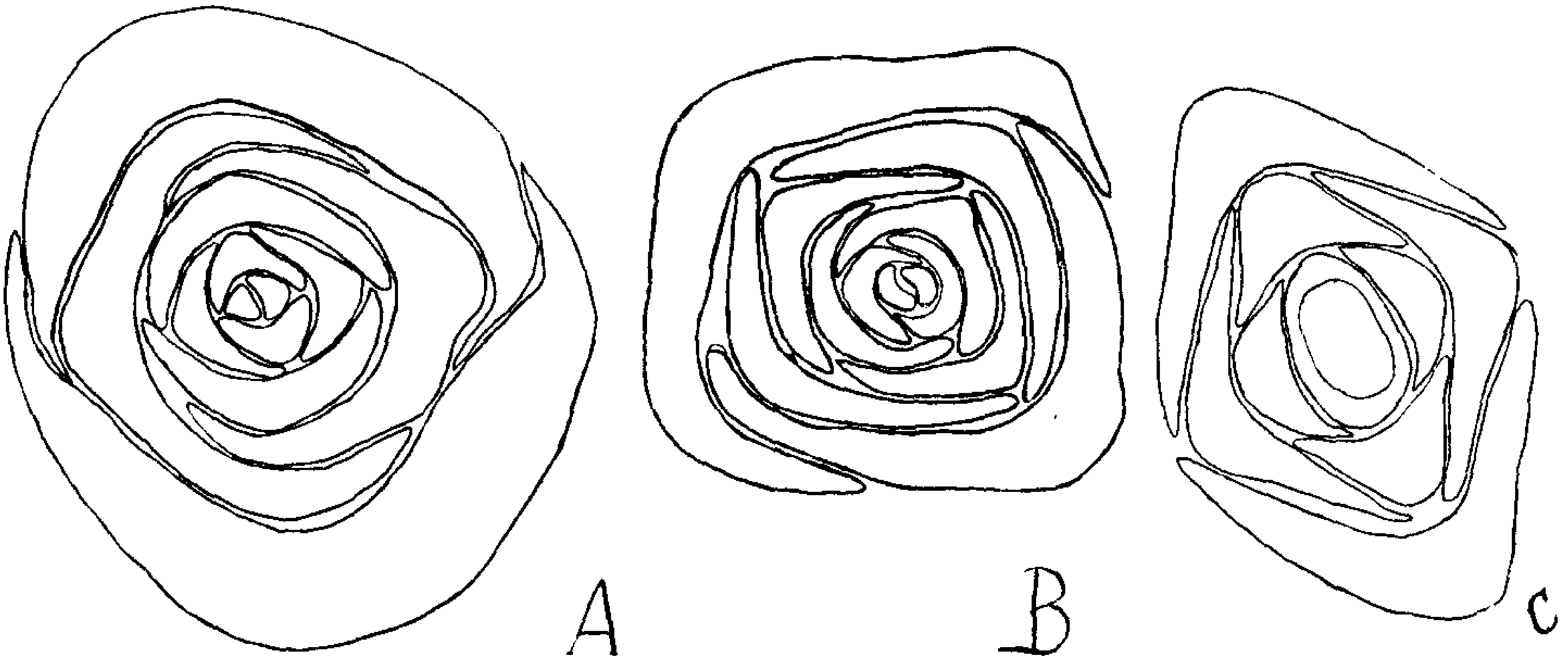


Fig. 10. **Syringa vulgaris.** Drei Schnitte durch eine Knospe. *A* Oben geführt; die Knospenlage der Blätter ist rinnenförmig. *B* Durch die Mitte geführter Schnitt; die Knospenlage der Blätter ist zwischengerollt. *C* Durch den unteren Theil der Knospe geführter Schnitt; die Knospenlage der Blätter ist wieder rinnenförmig.

Wenn man die Knospen von Syringa vulgaris im späten Herbst oder im Winter beobachtet, sieht man, dass alle Blätter eine zwischengerollte Knospenlage besitzen und nur die äussersten Schuppen die rinnenförmige Lage behalten. Schneidet man eine Knospe im Sommer, zur Zeit, wo die vollständige Ausbildung noch nicht beendet ist, so sieht man, dass die in dem oberen Theile der Knospe sich befindenden Blätter eine rinnenförmige Knospenlage haben (Fig. 10*A*), in der Mitte, wo die Lamina schon ziemlich gross sind (Fig. 10*B*), sind sie zwischengerollt; etwas tiefer nach unten, wo die Knospe dicker und breiter wird, haben die Blätter wieder eine rinnenförmige Knospenlage (Fig. 10 *C*). Solche Unterschiede in der Knospenlage kommen dadurch zu Stande, dass die Knospenlage in directer Beziehung zur Grösse der Blätter und zu den Raumverhältnissen der Knospe steht. Sind die Blätter gross und es steht ihnen wenig Raum zur Verfügung, so rollen sie sich in einander. Sind sie dagegen klein und durch andere Blätter von einander entfernt, so behalten sie ihre ursprüngliche rinnenförmige Knospenlage.

Das letzte Blatt in der Knospe hat fast immer eine andere Knospenlage, was dadurch erklärt sein kann, dass nach ihm kein anderes Blatt steht und es seine beiden Spreiten näher stellen soll. Ein Beispiel dazu liefert Achillea ptarmica, deren Knospenlage auf der Fig. 11 abgebildet ist. Bei der Besprechung der letzteren Beispiele haben wir schon gesehen, welchen Einfluss die Raumverhältnisse auf die Knospenlage der Blätter üben können. Die Knospe von Menyanthes trifoliata zeigt diese Verhältnisse in noch auffallenderer Weise. Nach Diez ist das mittlere Blättchen in der Knospenlage gerollt, während die beiden Seitenblätter zwischengerollt sind. Es kommt dadurch zur Ausbildung, dass das mittlere Theilblättchen zuerst gebildet wird, ihm folgen die beiden Seitenblättchen. Bei seiner Knospenlage können sie am besten den engen ihnen zur Verfügung stehenden Raum ausnützen.

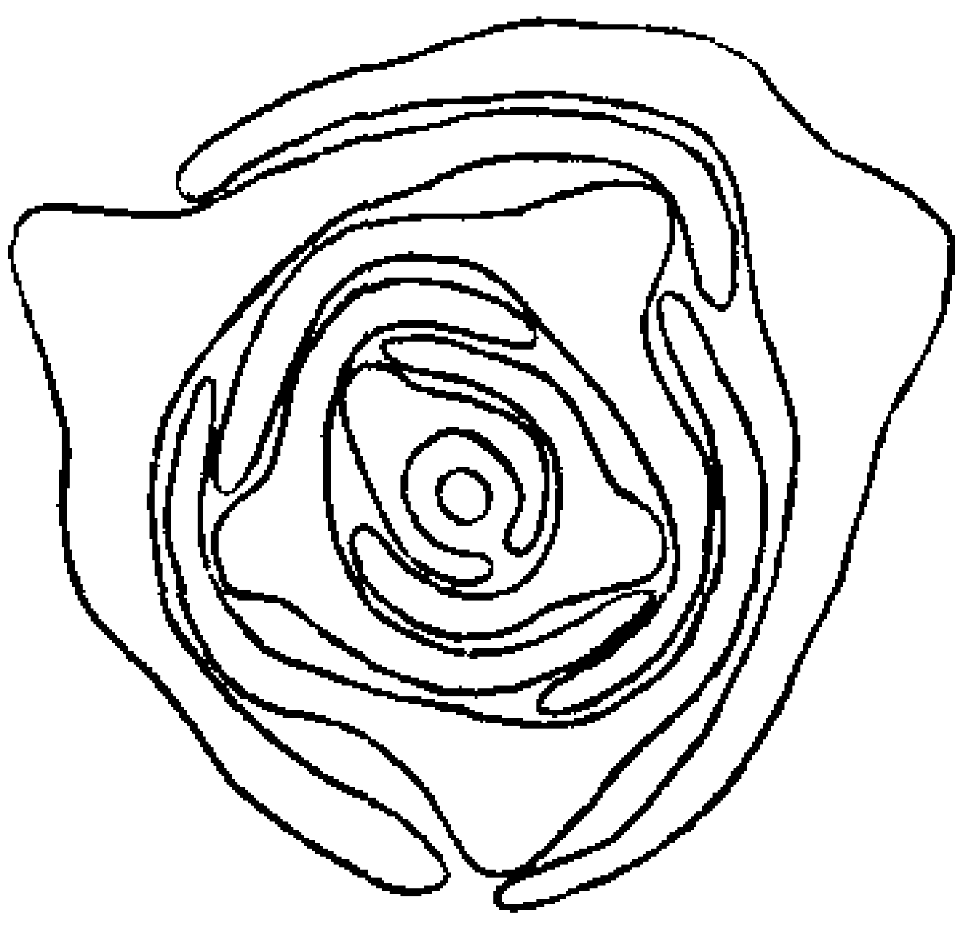


Fig. 11. Achillea ptarmica. Querschnitt durch eine Knospe. Das in der Mitte der Knospe liegende Blatt zeigt eine etwas andere Knospenlage als die übrigen.

Die Seitenblättchen sind in der Knospe so gelagert, dass entweder die Spreite des nach rechts von den Mittelblättchen stehenden Blättchens zwischen den Mittelblättchen und anderen Seitenblättchen geht oder umgekehrt. Die Fig. 12 *A B* zeigen diese Verhältnisse. Das kleinere Seitenblättchen wird zu gleicher Zeit das zwischen dem Mittelblättchen und anderen Seitenblättchen liegende Blättchen.

Es darf noch eine Form der Knospenlage berücksichtigt werden, welche durch das gleichmässig an beiden Seiten des Blattes vor sich gehende Wachsthum charakterisirt ist, aber ein sehr lange dauerndes embryonales Wachsthum hat. Das ist die spiralig eingerollte Knospenlage, welche bei sehr vielen Aroideen, den meisten Scitamineen, einigen Ranunculaceen (Caltha palustris) u. s. w. vorkommt. Die Blätter haben eine verhältnissmässig sehr breite Spreite und sind sehr eng in einander eingerollt, wie es bei den Scitamineen der Fall ist, oder sie entwickeln sich in den Blattstielscheiden der älteren Blätter und es steht ihnen infolge dessen ein sehr geringer Raum zur Verfügung. Die Verhältnisszahlen zwischen der Breite der schon ausgewachsenen Spreiten und jener der mit dem meristematischen Gewebe versehenen Blätter sind relativ klein und gleichen denjenigen der von beiden Seiten ein- und zurückgerollten Blätter, wie das aus den Tabellen IV und V zu sehen ist. Die meisten Gramineen haben auch dieselbe Knospenlage, es könnte aber in dieser Familie auch eine andere Knospenlage zu Stande kommen, z. B. eine kiel- oder rinnenförmige, wie es für Dactylis glomerata von Deinega abgebildet ist. (Siehe Deinega, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der Blätter. Flora 1898.)

Diese Beispiele sind genügend, um die Beschaffenheit der rinnen- und kielförmigen Knospenlage zu zeigen. Wir sehen, dass überall die definitive Form und die Wachsthumsverhältnisse als Ursachen der Knospenlage in den Vordergrund treten. Es kommen daher auch die Raumverhältnisse in Betracht, aber ihre Bedeutung ist noch schwach ausgesprochen.

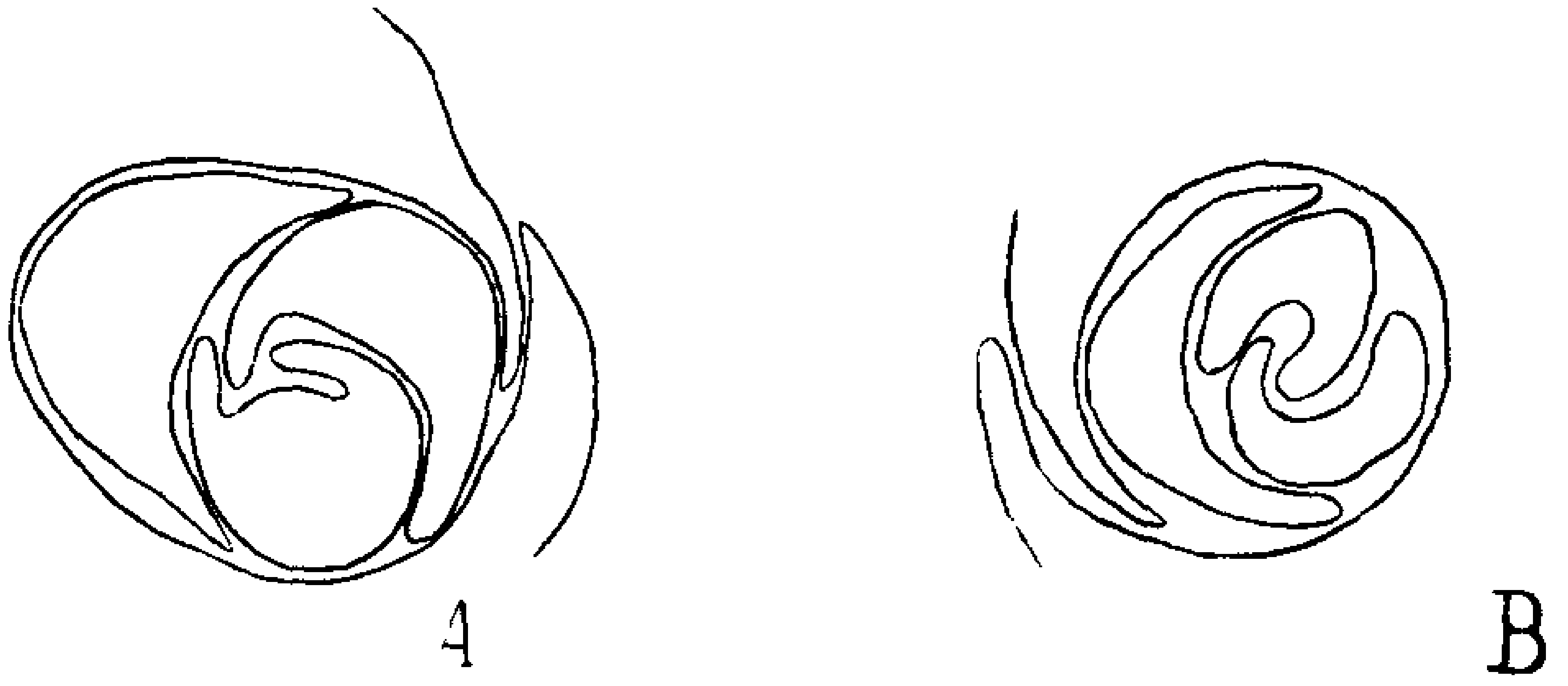


Fig. 12. Menyanthes trifoliata. *A* Querschnitt durch eine Knospe. *B* Idem; die Lage der Seitenblättchen ist eine andere als in *A*.

Wir gehen jetzt zu solchen Formen über, welche dieselben Wachsthumsverhältnisse zeigen, aber eine andere Form der Knospenlage besitzen und zwar die zusammengelegten und verschiedenen Modificationen derselben (zusammengelegt, wellig, querfaltig, strahlig zusammengelegt u. s. w.).

Die einfachste Form von solchen Knospenlagen stellt die sog. glatt zusammengelegte dar. Sie ist ziemlich verbreitet und kommt sowohl bei den einfachen Blättern als auch bei den zusammengesetzten vor und zwar als die verbreitetste Form der Knospenlage der Theilblättchen der zusammengesetzten Blätter.

Man kann natürlich keinen scharfen Unterschied zwischen den beiden Formen der Knospenlage constatiren. So ist z. B. die Knospenlage der Blätter von Aristolochia Sipho1) nach Diez glatt zusammengelegt. Sie kann ebenso gut als rinnenförmige bezeichnet werden, da der Abstand zwischen den beiden Spreiten eine beträchtliche Grösse hat.

Als erstes Beispiel der zusammengelegten Form der Knospenlage können verschiedene Prunus-Arten (P. Padus, P. cerasus, P. laurocerasus) angeführt werden. Die Knospe von Prunus Padus ist von einer Anzahl der Knospenschuppen umhüllt und ihre Blätter sind je mit zwei Stipeln versehen, welche aber verhältnissmässig dünn und klein sind und keine stark ausgesprochene Bedeutung für die Veränderung der Raumverhältnisse in der Knospe haben. Die Blätter verlieren sehr bald nach ihrer Entstehung das Spitzenwachsthum und wachsen am Rande ganz gleichmässig auf beiden Seiten des Blattes heran. Es wird ein mächtiger Mittelnerv gebildet, zu welchem sich die Lamina senkrecht bildet. Sie wachsen immer gerade aus weiter, wenn sie vor sich einen freien Raum haben. Da die Seitennerven ziemlich spät angelegt werden, zu einer Zeit, wo das Blatt sich entfaltet, wird die Knospenlage durchweg glatt zusammengelegt. Die Fig. 13 *A* zeigt einen Querschnitt durch die Mitte der Knospe von Prunus Padus. Wenn man den unteren Theil der Knospe betrachtet, sieht man, dass die Lamina nicht so stark, die Nerven aber etwas dicker als in der Mitte der Knospe ausgebildet sind. Es können infolge dessen die Raumverhältnisse dieses unteren Theiles der Knospe andere sein und die Blätter bekommen eine andere Knospenlage,

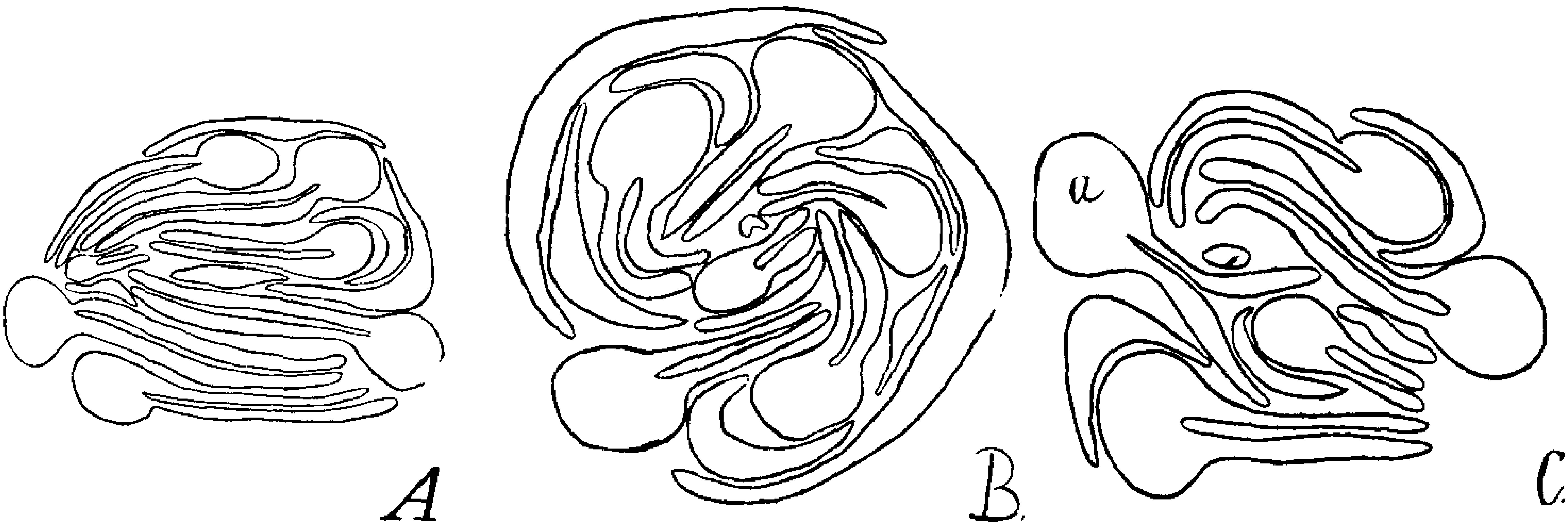


Fig. 13. Prunus Padus. *A* **Querschnitt durch die Mitte einer starken Winterknospe.** *B* **Idem durch den unteren Theil.** *C* **Idem; ein Ausnahmefall: das Blatt** *a* **hat eine offene Knospenlage.**

---

1) Die Abbildungen siehe bei Weisse, Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellung an Axillarknospen. Flora 1889, Tab. IV Fig. 16.

indem sie theilweise stark eingebogen und eingekrümmt sind (Fig. 13*B*). In manchen Fällen begegnen die fortwachsenden Lamina auf ihrem Wege den schon früher gebildeten Blättern. Dann können sie nicht mehr zusammengelegt bleiben und werden theilweise offen, wie es in der Fig. 13 *C* zu sehen ist. Wenn wir von diesem einfacheren Falle ausgehen, können wir allmählich zu den complicirten und von verschiedenen Componenten abhängigen Formen der Knospenlage übergehen.

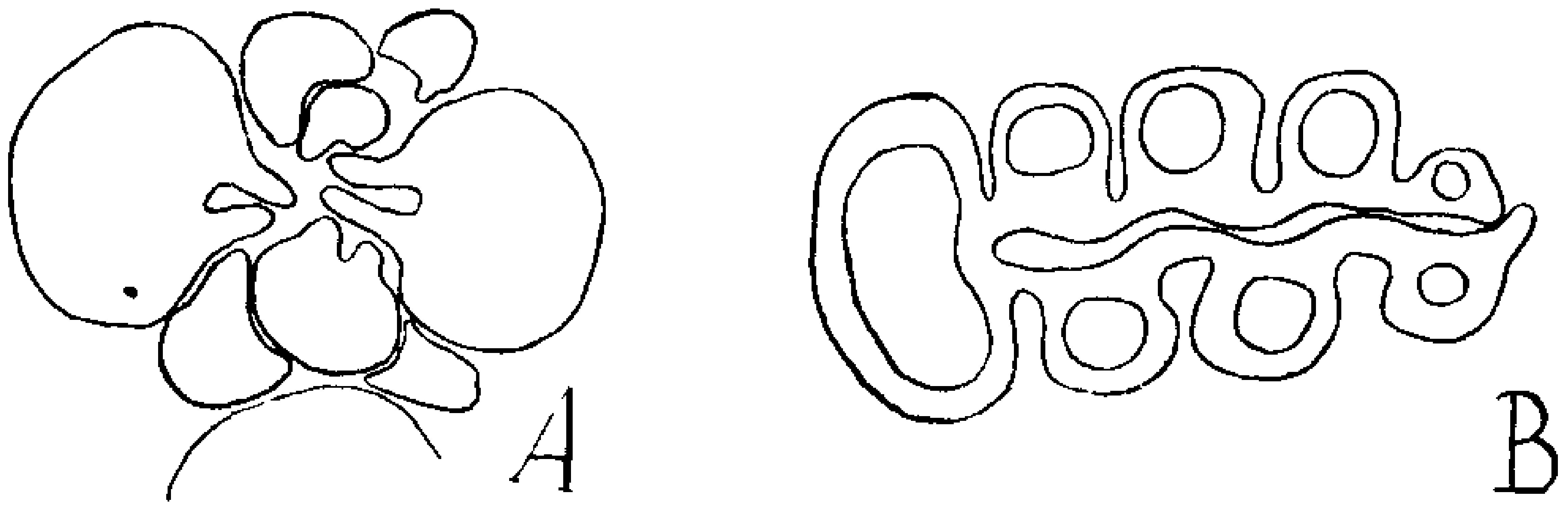


Fig. 14. Rhamnus frangula. *A* Querschnitt durch die ganz junge Knospe; die Blätter zeigen eine glatt zusammengelegte Knospenlage. *B* Idem, durch ein älteres Blatt; es zeigt die zusammengelegte wellig-querfaltige Knospenlage.

Rhamnus frangula und Rh. Purshiana stellen zuerst solche Beispiele dar. Bei diesen Pflanzen sind die Blätter ebenso wie bei Prunus Padus mit Stipeln versehen, doch bleiben die letzteren ganz klein und können keinen Einfluss auf die Knospenlage der Blätter üben.

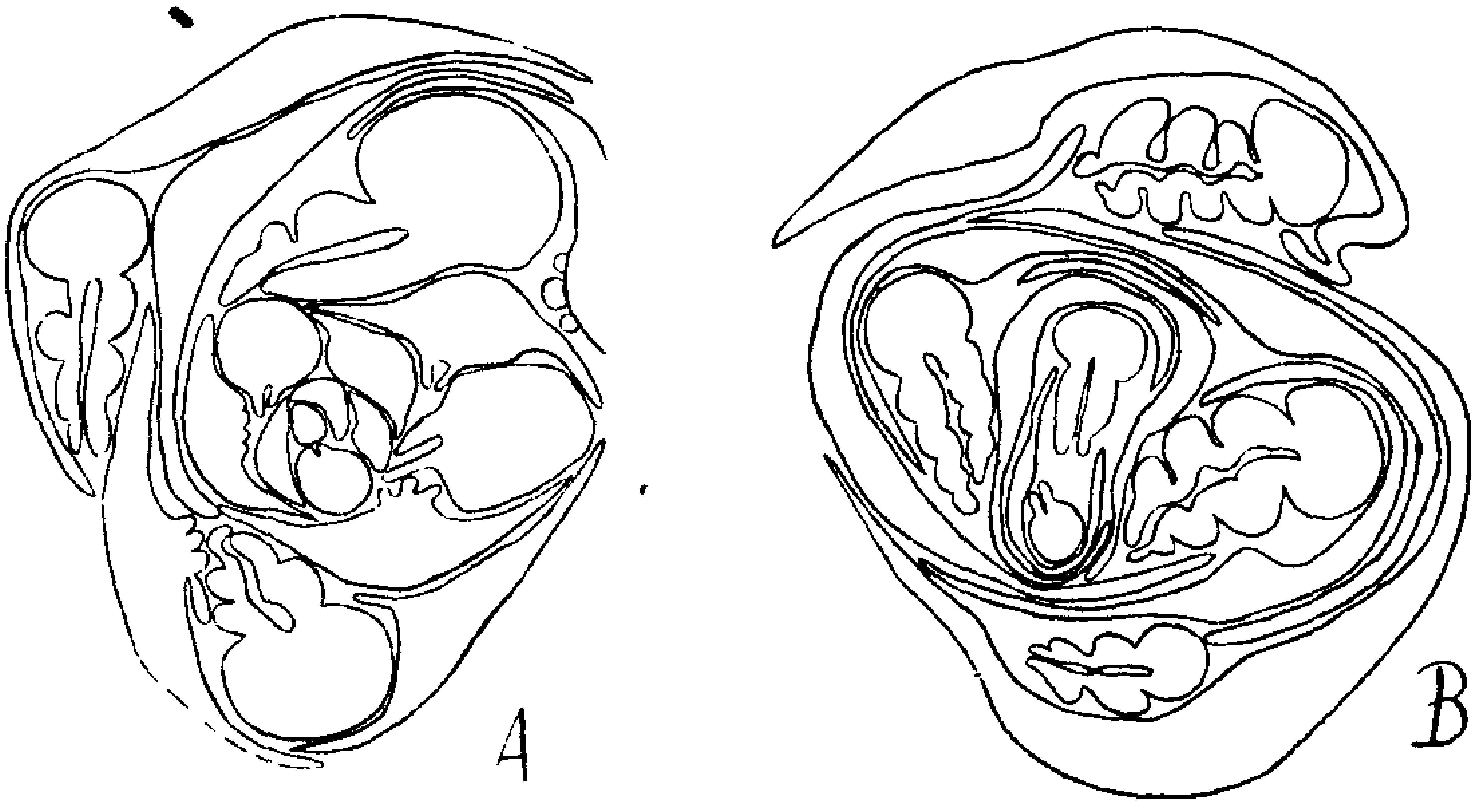


Fig. 15. Rhamnus imeretina. *A* Querschnitt durch eine Winterknospe; die Blätter, welche zuerst senkrecht zur Sprossaxe stehen, haben später eine schiefe resp. parallele Lage bekommen. *B* Durch eine Knospe im Sommer durchgeführter Schnitt; man sieht deutlich den Zusammenhang zwischen den Raumverhältnissen und der gegenseitigen Lage der Btätter.

Die Knospen sind nackt; als Schutzmittel der Knospen dienen bei diesen Pflanzen stark entwickelte Nerven und reichliche Behaarung. Das Blattprimordium gibt sehr früh dem Mittelnerve den Ursprung, aus welchem die Spreiten herauswachsen. Die Blätter stehen senkrecht zur Sprossaxe orientirt (Fig. 14 *A*). Das Blatt wächst auf den beiden Seiten gleichmässig und bekommt eine zusammengelegte Knospenlage, dann bilden sich auch starke Seitennerven aus und infolge dessen geht die zusammengelegte Knospenlage in die sog. zusammengelegtwelligquerfaltige über.

Rhamnus imeretina Kuehne hat stark entwickelte Nebenblätter, welche sich frühzeitig bilden und in auffallender Weise die Räume der Knospe vermindern. Um die Knospe herum werden die Knospenschuppen gebildet, welche die ganze Knospe fest umhüllen. Die ersten Stadien der Blattentwickelung von Rhamnus imeretina stimmen vollständig mit denjenigen der anderen Rhamnusarten überein und die jüngsten Blätter stehen auch senkrecht zur Sprossaxe (Fig. 15 *A*). Der Mittelnerv wächst kräftig, die auch fortwachsenden Spreiten können aber nicht ihre ursprüngliche zur Sprossaxe senkrechte Stellung bewahren, da es ihnen am nothwendigen Raum fehlt; sie fangen an, quer nach einer Seite zu wachsen, und es lagern sich die Blätter infolge dessen mehr und mehr schief, bis sie fast eine parallele Stellung zur Längsaxe des Sprosses bekommen (Fig. 15 *A*). Da bei dieser Rhamnus-Art die Seitennerven auch stark ausgebildet sind, wird die Knospenlage wellig querfaltig. Wegen seiner schiefen Lage hat das Blatt auf der äusseren Seite mehr freien Raum als auf der inneren und wächst infolge dessen früher auf der äusseren als auf der inneren Seite. In der Mitte der jungen, sich in Bildung befindenden Knospen an dieser Rhamnus-Art sind die Raumverhältnisse ziemlich locker und nicht vollständig, wie bei den fertigen Winterknospen, mit den Blättern ausgefüllt. Es bewahren infolge dessen die jungen Blätter eine verhältnissmässig lange Zeit ihre senkrechte Stellung zur Sprossaxe, während die älteren Blätter schon schief oder parallel zu derselben liegen (Fig. 15 *B*).

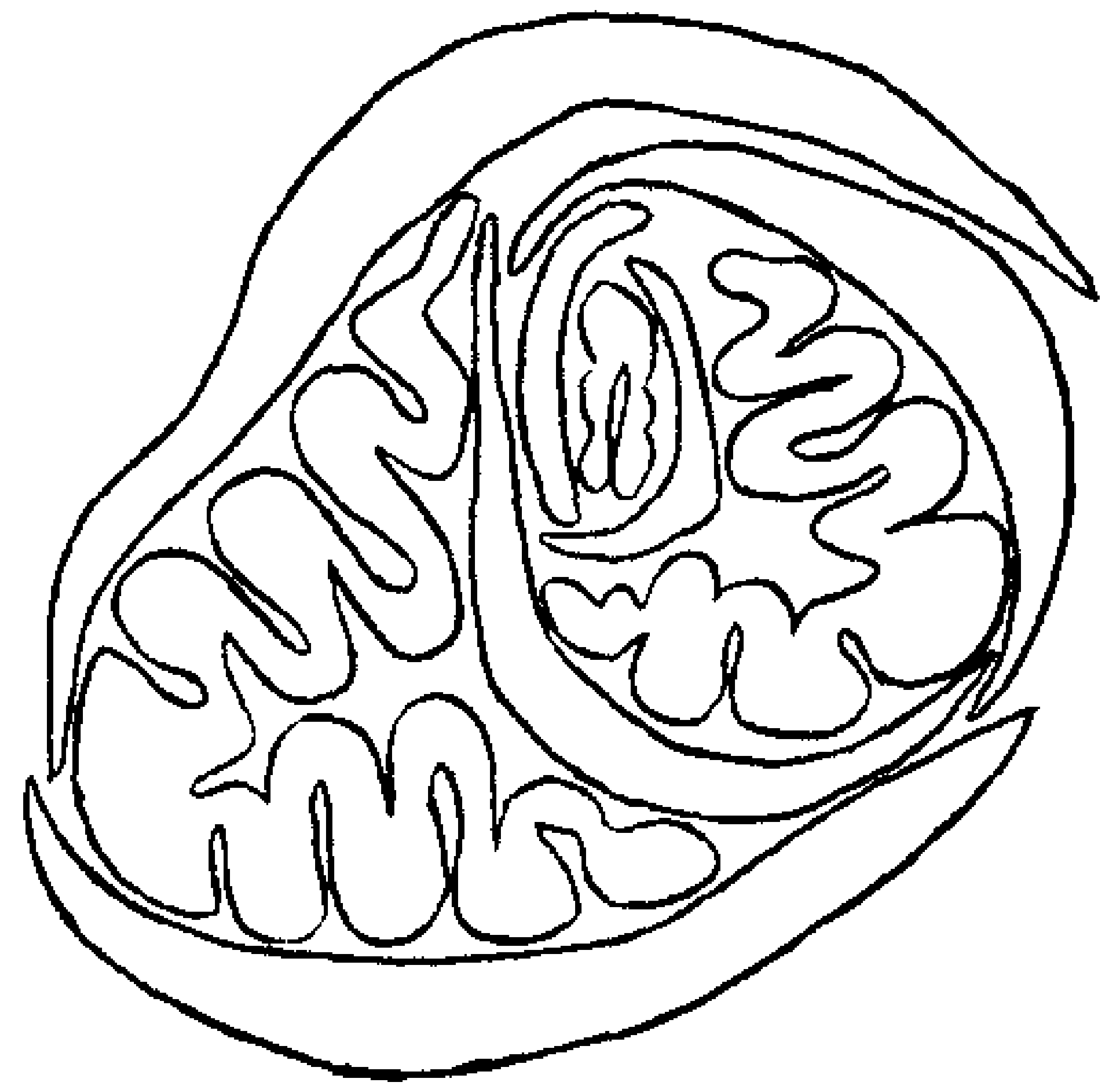


Fig. 16. Alnus glutinosa. Querschnitt durch die Winterknospe. Das junge und die älteren Blätter haben verschiedene Knospenlage.

Unsere Waldbäume, Cupuliferen u. A., zeigen eine Reihe solcher Beispiele, wo die Wirkung der einzelnen Factoren ziemlich leicht zu beurtheilen ist. Alnus glutinosa und andere Arten dieser Gattung haben die Knospen, welche von aussen mit den Stipulen der äusseren

Blätter fest eingehüllt sind. Die Blätter haben je zwei Stipulae, welche sich frühzeitig und mächtig bilden und jedem Blatte einen schmalen, geschlossenen Raum darbieten. Diese Stipulae haben ein ganz kurzes embryonales Scheitel- und Randwachsthum und die rinnenförmige Knospenlage. Wenn man die auf verschiedenen Höhen durchgeführten Schnitte durch eine Knospe von Alnus betrachtet, sieht man, dass die Knospenlage der Blätter nicht immer eine und dieselbe bleibt. Es zeigt z. B. ein Querschnitt (Fig. 16) drei Blätter mit ihren Stipulen. Das mittlere und jüngere Blatt ist zusammengelegt und wellig querfaltig. Die beiden äusseren Blätter sind auf ihren äusseren Theilen zusammengelegt, auf den inneren, nach der Mitte der Knospe zugewendeten Seite sind sie vollständig offen. Es kommt infolge dessen zu Stande, dass die jungen, sich bildenden Blätter die älteren nöthigen, sich zu öffnen. Der Beweis hiefür soll später in den allgemeinen Betrachtungen erbracht werden.

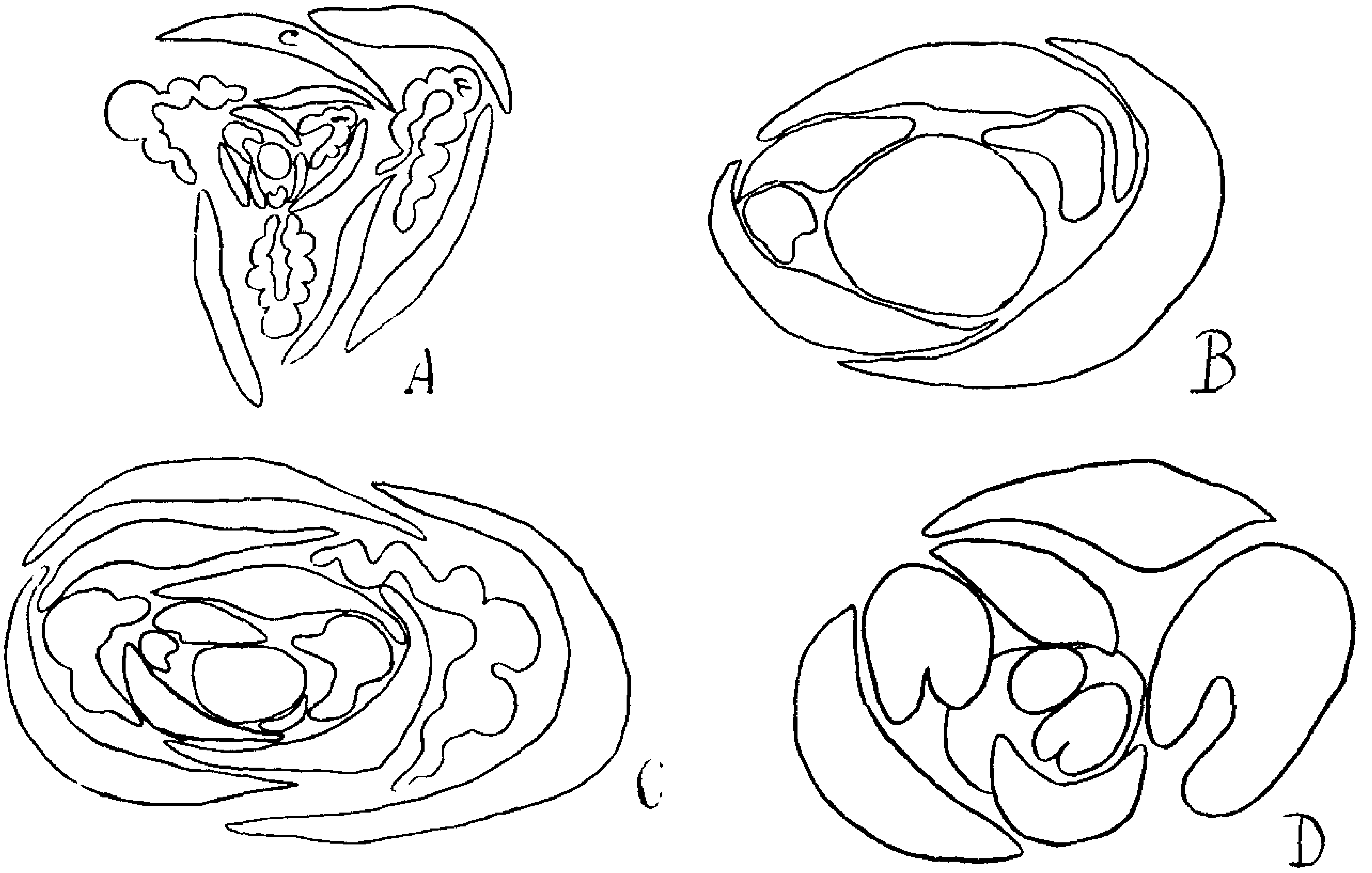


Fig. 17. Corylus avellana. *A* Querschnitt durch eine Endknospe des orthotropen Sprosses (ausführliche Erklärung siehe Text pag. 459). *B* Querschnitt durch eine ganz junge Knospe; das erste Blatt ist quer, das zweite schief zur Sprossaxe gestellt. *C* Querschnitt durch die ältere Knospe. *D* Der mittlere Theil einer schon entwickelten Knospe; alle Blätter sind zusammengelegt.

Ein zweites sehr lehrreiches Beispiel bietet die Knospenlage von Corylus avellana dar. Diese Pflanze wurde mehrmals untersucht und es ist festgestellt, dass bei ihr die Blattanordnung entweder zwei- oder dreizeilig sein kann und dass auf dem Wege des Experimentes die zweizeilige Blattstellung in die dreizeilige übergeführt werden kann.[1]) Die bei den verschiedenen Blättern ungleiche Form der Knospenlage wurde durch diese Untersuchungen nicht aufgeklärt. Wenn wir die Abbildungen 1, 2, 3 der Abhandlung von Weisse oder die beigegebene Fig. 17 nachsehen, können wir leicht bemerken, dass die Knospenlage der einzelnen Blätter verschieden ist. Während die mittleren Blätter fast zusammengelegt sind, bleiben die äusseren entweder ganz offen oder assimmetrisch geknickt. Die Fig. 17 *A* zeigt die Endknospe eines orthotropen Sprosses. Alle Blätter stehen hier senkrecht zur Sprossaxe; nur das Blatt *a* ist schief gestellt, weil das bei ihm liegende Nebenblatt *c* ihm ein Hinderniss gerade zu wachsen darstellt. Das Blatt *b* wäre, wenn es weiter wachsen könnte, auch zur Seite gedreht. Alle diese Differenzen in der Knospenlage der einzelnen Blätter werden erklärt, wenn man ihre Entstehung an den jungen Knospen verfolgt. Da sieht man klar, dass diese verschiedene Knospenlage nur als Folge der ungleichen Raumverhältnisse, die den sich entwickelnden Blättern zur Verfügung stehen, anzusehen ist. Es ist zunächst auffallend, dass das erste Blatt (die verkümmernden ausgenommen) fast immer offen ist, während die jüngsten Blätter auf der orthotropen und plagiotropen Sprosse fast immer zusammengelegt bleiben. Auf den Fig. 17 *B* u. *C* sind zwei ganz junge Knospen dargestellt. Die jüngere Knospe (*B*) enthält nur zwei Blätter, von welchen das erste schon offen ist und bei weiterem Wachsthum offen bleiben muss; das zweite ist so gestellt, dass es bei weiterem Wachsthum zusammengelegt wird. Es sind solche Fälle nicht selten, wo nicht nur das erste, sondern auch das zweite und selbst das dritte Blatt offen werden (Fig. 17 *C*). In Fig. 17 *D* ist der junge Theil einer grossen Knospe abgebildet. Die Stellung der sich bildenden Blätter fordert ihre zusammengelegte Knospenlage.

Zu dieser Kategorie sollen auch etwas andere Formen der Knospenlage gestellt werden — und zwar strahlig gefaltete, bei angedeuteter einfacher Faltung wellig-querfaltige und ähnliche von Diez beschriebene Fälle. Als Beispiel können die Blätter von verschiedenen Acer-Arten genommen werden. Acer dasycarpum und A. monspesullanum haben die strahlig gefaltete, etwas querfaltige Knospenlage. Die ersten Entwickelungsstadien der Blätter sind dieselben bei den beiden Pflanzen

---

1) Goebel, Organographie pag. 82, 84. — Kny, Ein Versuch zur Blattstellungslehre. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XVI. 1898. — Weisse, Ueber Veränderung der Blattstellung an aufstrebenden Axillarknospen. Ber. d. D. bot. Ges. 1899.

und die strahlige Knospenlage wird durch starke und beinahe zu gleicher Zeit sich bildende Nerven verursacht. Die folgenden Entwickelungsstadien aber sind durch Raumverhältnisse bestimmt, was aus der Vergleichung der Knospen dieser beiden Arten zu sehen ist.

Bei Acer dasycarpum (Fig. 18) sind die Räume zwischen den Knospenschuppen kreuz- oder sternförmig und es können sich dadurch die Blätter in zwei zu einander senkrechten Richtungen entwickeln. Bei Acer monspessulanum (Fig. 19) dagegen beschreiben die Knospenschuppen einen kreisrunden Raum, in welchem die Blätter sich ausbreiten können und infolge dessen sind sie nicht zusammengelegt, aber wellig ausgebreitet.

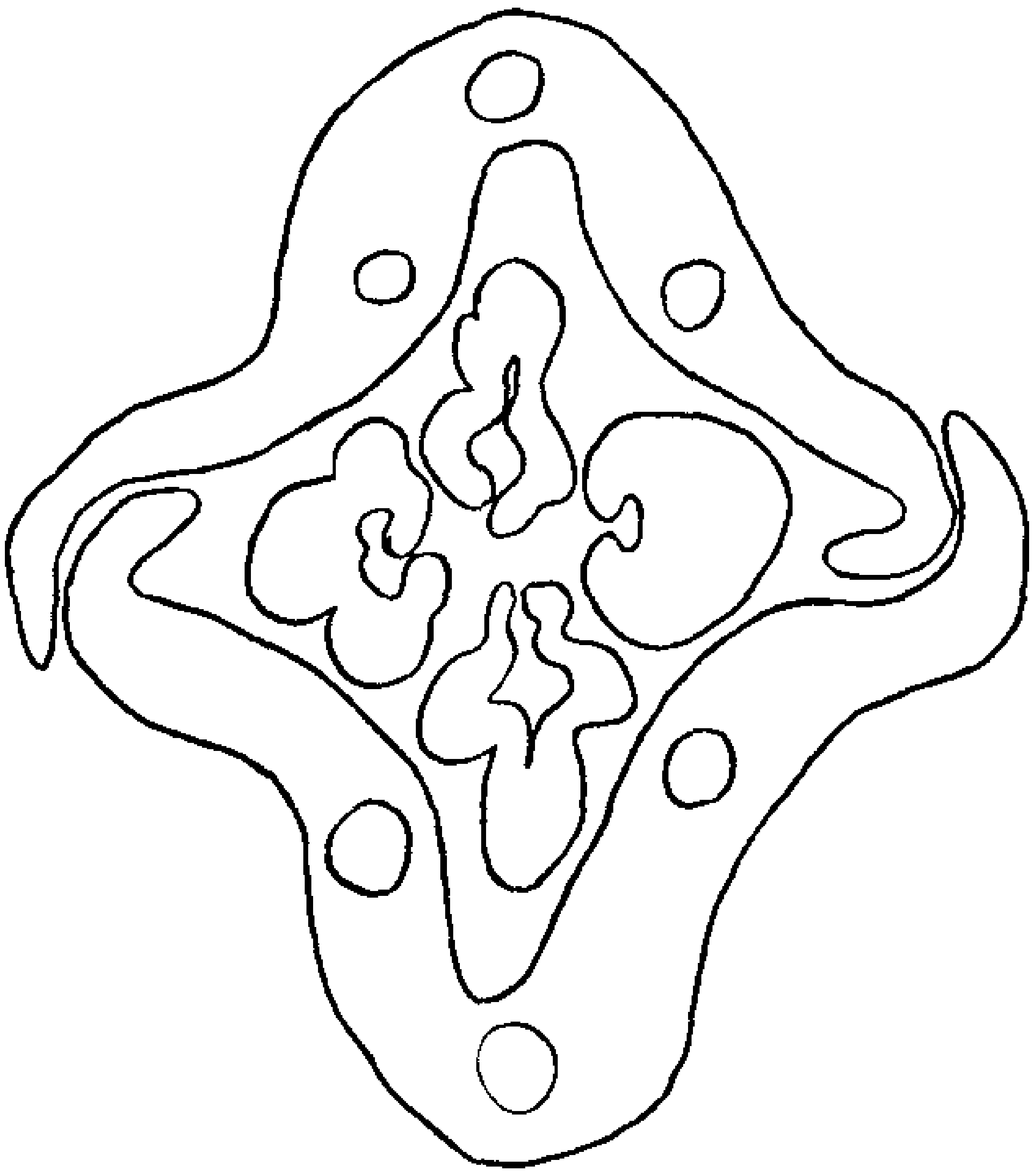


Fig. 18. Acer dasycarpum. Querschnitt durch eine Winterknospe. Die Blätter werden zusammengelegt wegen des engen Raumes, welcher ihnen z. Verfügung steht.

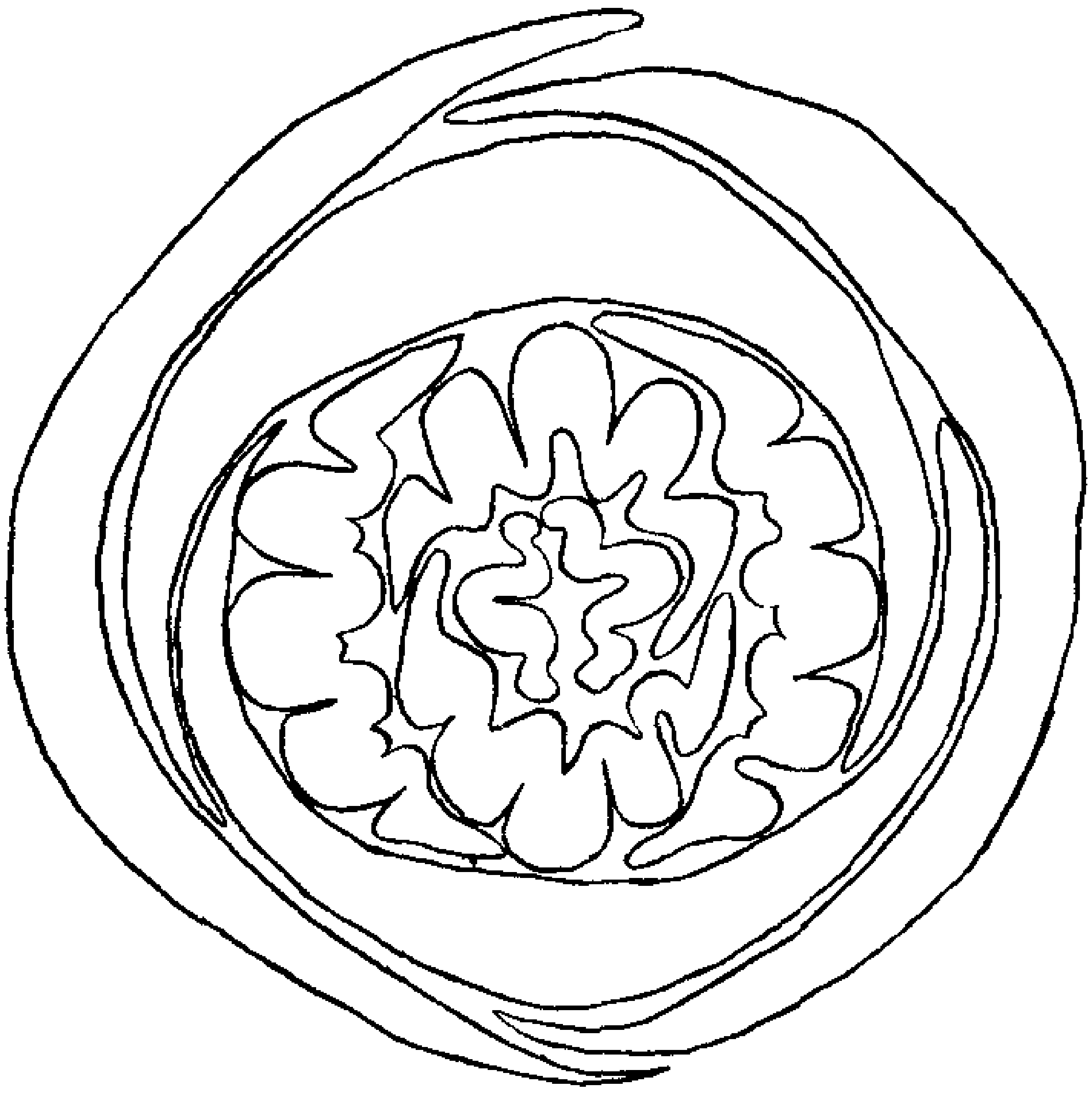


Fig. 19. Acer monspessulanum. Querschnitt durch eine entwickelte Knospe, alle Blätter sind wellig ausgebreitet.

Die Knospenlage der fächerförmigen Blätter [1]), welche auch strahlig gefaltet ist, lässt sich aus denselben Gründen erklären. Ein Beispiel dazu stellt Alchemilla vulgaris dar. Die Blätter von Alchemilla sind beinahe kreisrund und durch sieben fast gleiche Nerven durchzogen. Die Nerven entstehen fast momentan und es kommen die Spreiten zwischen ihnen später zur Ausbildung; sie sind gefaltet, ebenso wie die Lamina der Alnus- oder Corylusblätter. Die Randtheile der

---

[1]) Ich übergehe hier die eigenthümliche Knospenlage der Palmenblätter, da sie vor Kurzem durch Untersuchungen Deinega's eingehend verfolgt wurden. (Deinega, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefässbündel. Flora 1898 Bd. 85.)

Lamina wachsen, da sie keine starken Nerven haben, gerade aus; da ihnen aber dafür äusserst wenig Raum zur Verfügung steht, krümmen sie sich und werden parallel zur Blattfläche gelagert. Aus der Fig. 20 sieht man die successiven Stadien der Blattbildung von Alchemilla vulgaris.

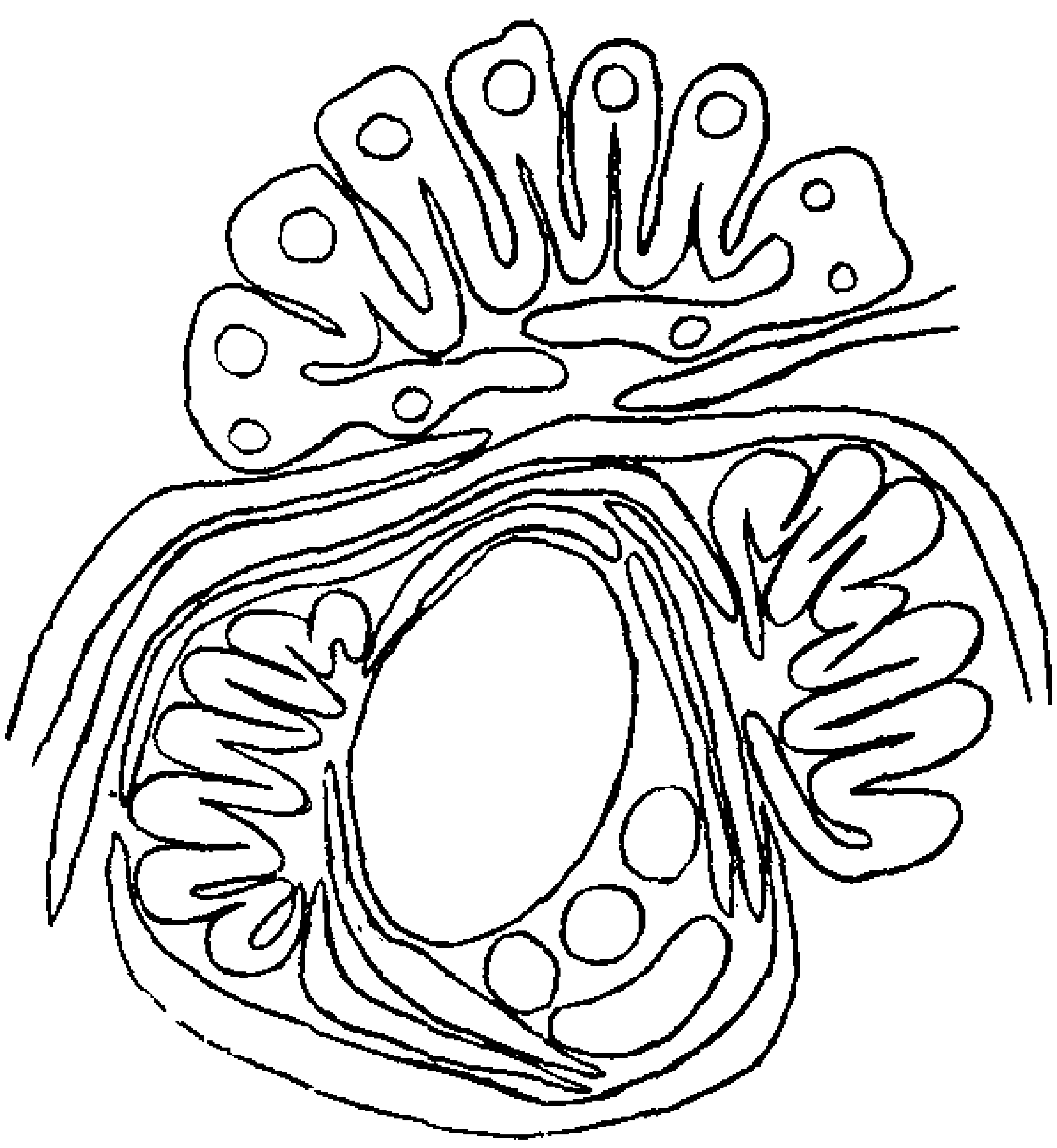


Fig. 20. Alchemilla vulgaris. Querschnitt durch eine Knospe. Die Blattränder sind flach, die übrigen Theile wellig-querfaltig.

Während bei früher besprochenen Typen der Knospenlage die Wachsthumsverhältnisse und die Form der Blätter fast die einzigen Factoren waren, welche die Form der Knospenlage verursachten, tritt bei dem zuletzt besprochenen die Wirkung und die Bedeutung der Raumverhältnisse klar zu Tage.

Bevor ich zur Beschreibung anderer Typen der Knospenlage übergehe, will ich eine Zahlenangabe zur Erläuterung der zusammengelegten Knospenlage beifügen.

Tabelle III.

Name der Pflanze	Definitive Länge des Blattes	Länge des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen	Definitive Breite des Blattes	Breite des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen
Prunus Padus . .				20 mm1)	0,52mm1)	1 : 40
Ailanth. glandulosa	75 mm	0,700 mm	1 : 75	12	0,26	1 : 46 Thlblttch.
Prunus avium . .	110	1,2	1 : 100	20	0,5	1 : 40
Vicia pisiformis .	22	0,25	1 : 100	9	0,32	1 : 30 „
V. cracca . . .	20	0,16	1 : 120	4	0,2	1 : 20 „
Fraxinus excelsior	86	0,28	1 : 300	16	0,64	1 : 25
Rham. Purshiana .	105	0,2	1 : 500	28	0,07	1 : 40
Rh. frangula . .	60	0,2	1 : 300	17	0,6	1 : 28
Rh. imeretina . .	210	0,8	1 : 260	45	1	1 : 45
Corylus avellana .	90	0,6	1 : 150	30	0,5	1 : 60

Wenn man jetzt die Angaben dieser Tabelle mit denjenigen der Tabelle II vergleicht, kann man sehen, dass das embryonale Scheitelwachsthum ebenso früh aufhört, während das Randwachsthum etwas

---

1) Es wurden die Hälften der Blätter gemessen.

länger vor sich geht. Es ist auch bemerkenswerth, dass die Verhältnisszahlen zwischen denselben in ziemlich engen Grenzen schwanken.

Es erübrigt jetzt noch, solche Formen der Knospenlage zu schildern, welche durch das ungleichmässige Wachsthum auf den beiden Rändern des Blattes verursacht werden. Hier kann man zwei Fälle unterscheiden — zuerst solche Blätter, bei denen das Wachsthum stärker auf der äusseren (unteren) Seite erfolgt. Als Resultat von solchen Wachsthumsverhältnissen ergibt sich die von beiden Seiten eingerollte Knospenlage. Wenn das Wachsthum umgekehrt vor sich geht, tritt die von beiden Seiten zurückgerollte Knospenlage zu Tage.

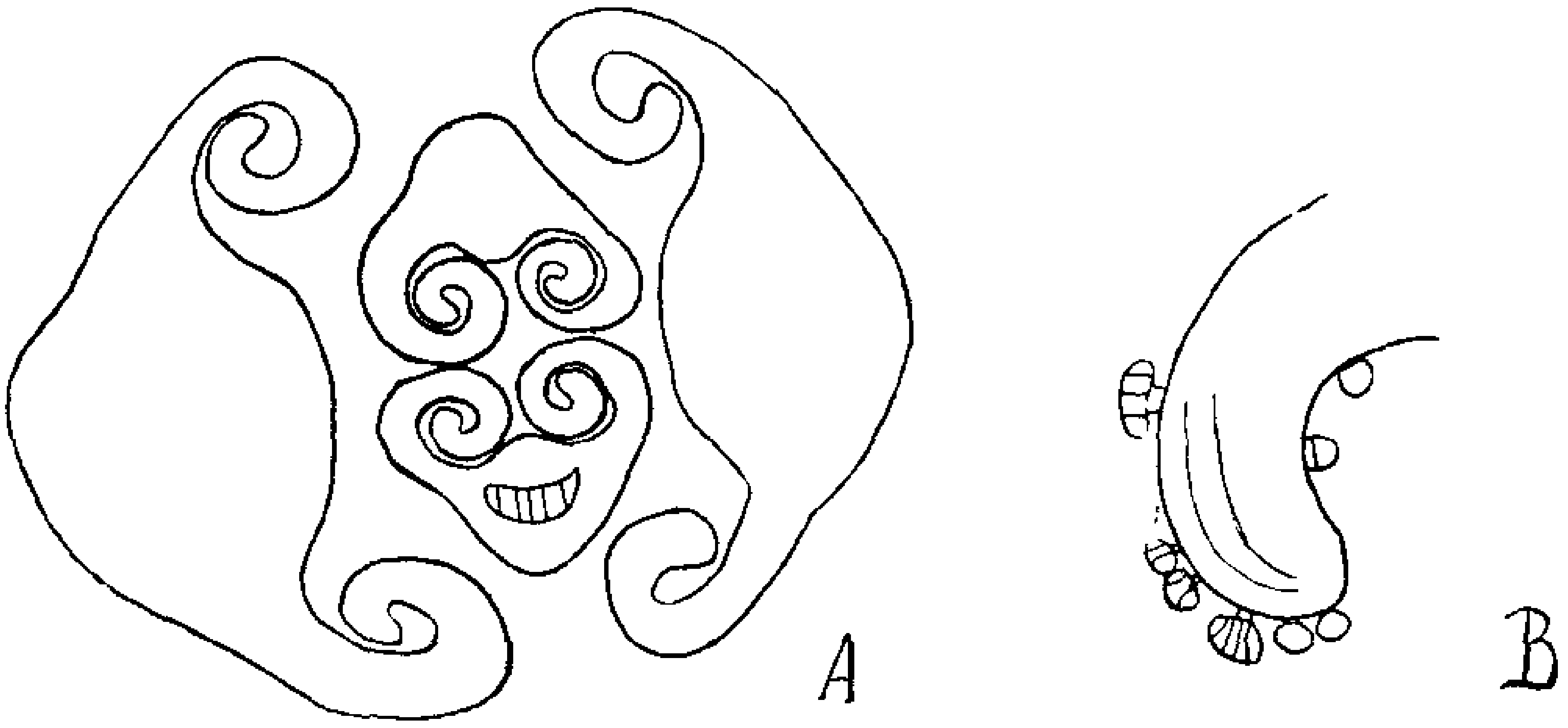


Fig. 21. Viburnum lentago. *A* Die von beiden Seiten eingerollte Knospenlage wird nur durch die Wachsthumsverhältnisse befördert. *B* Ein Rand des Blattes, stark vergrössert; die Anordnung der Drüsenhaare zeigt eine ungleichmässige Wachsthumsvertheilung auf den beiden Seiten der Spreite.

Viburnum lentago (Fig. 21*A*) kann als eines der einfachsten Beispiele zur Erklärung der von beiden Seiten eingerollten Knospenlage dienen. Bei dieser Pflanze bilden sich, wie bekannt, weder Knospenschuppen noch Nebenblätter, sondern es stellen die stark behaarten Nerven selbst das Schutzmittel für die Knospe dar. Das embryonale Scheitelwachsthum hört bald auf (s. Tab. IV), das Randwachsthum geht verhältnissmässig lange Zeit vor sich und da es auf der äusseren Seite intensiver als auf der inneren ausgesprochen ist, rollen sich die Lamina ein. Die Fig. 21*B* zeigt die Entstehungsfolge der Drüsenhaare auf den Spreiten des Blattes dieser Pflanze. Man sieht deutlich, dass die Gewebedifferenzirung rascher auf der Aussen- als auf der Innenseite erfolgt. Die Einrollung der Blätter bei dieser Pflanze hängt also einzig und allein von der Wachsthumsvertheilung ab.

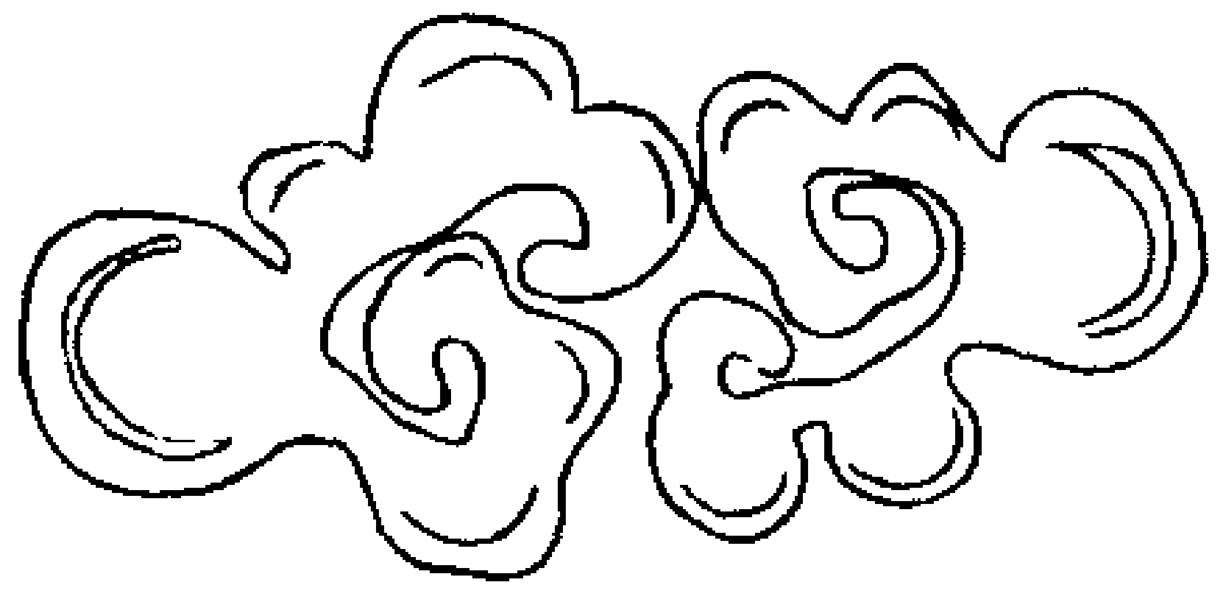


Fig. 22. Viburnum lantana. Querschnitt durch eine Winterknospe. Die Nerven befördern die wellige Knospenlage.

Viburnum lantana hat dieselbe Knospenlage wie V. lentago;

es werden aber bei V. lantana Seitennerven frühzeitig angelegt und scharf ausgeprägt, was auf die Knospenlage nicht ohne Einfluss ist, wie es aus der Fig. 22 zu ersehen ist. Ebensolche Verhältnisse zeigt auch Cornus mas, eine Pflanze, bei der die Knospe von zwei Schuppen geschützt wird u. a. Evonymus verrucosus, Lonicera xylosteum, verschiedene Diervillea-Arten können auch als Beispiele solcher Knospenlage angeführt werden. Ein Schnitt durch die Mitte der Winterknospe von Evonymus verrucosus zeigt eine Reihe der Blätter, welche eine gegenständige Lage haben und von beiden Seiten eingerollt sind (Fig. 23*A*). Wenn man den oberen Theil der Blätter durchschneidet, so sieht man, dass deren Knospenlage eine andere ist, als diejenige der mittleren Theile derselben, nämlich es sind die Spreiten nicht eingerollt, sondern halb umfassend. Das erklärt sich dadurch, dass die Lamina an diesen Stellen klein bleiben und durch die konische Form der Knospe und durch allseitigen Druck der äusseren Blätter fest an einander liegen müssen. Mit der Zunahme der Grösse der Spreiten und der Ausbildung der Mittelnerven geht die halb umfassende Knospenlage allmählich in die von beiden Seiten eingerollte über (Fig. 23*B*, *C*, *D*). Es scheint, dass solche Differenzen in der Knospenlage der oberen schmalen und unteren breiten Theile der Spreiten eine allgemeine Erscheinung sind.

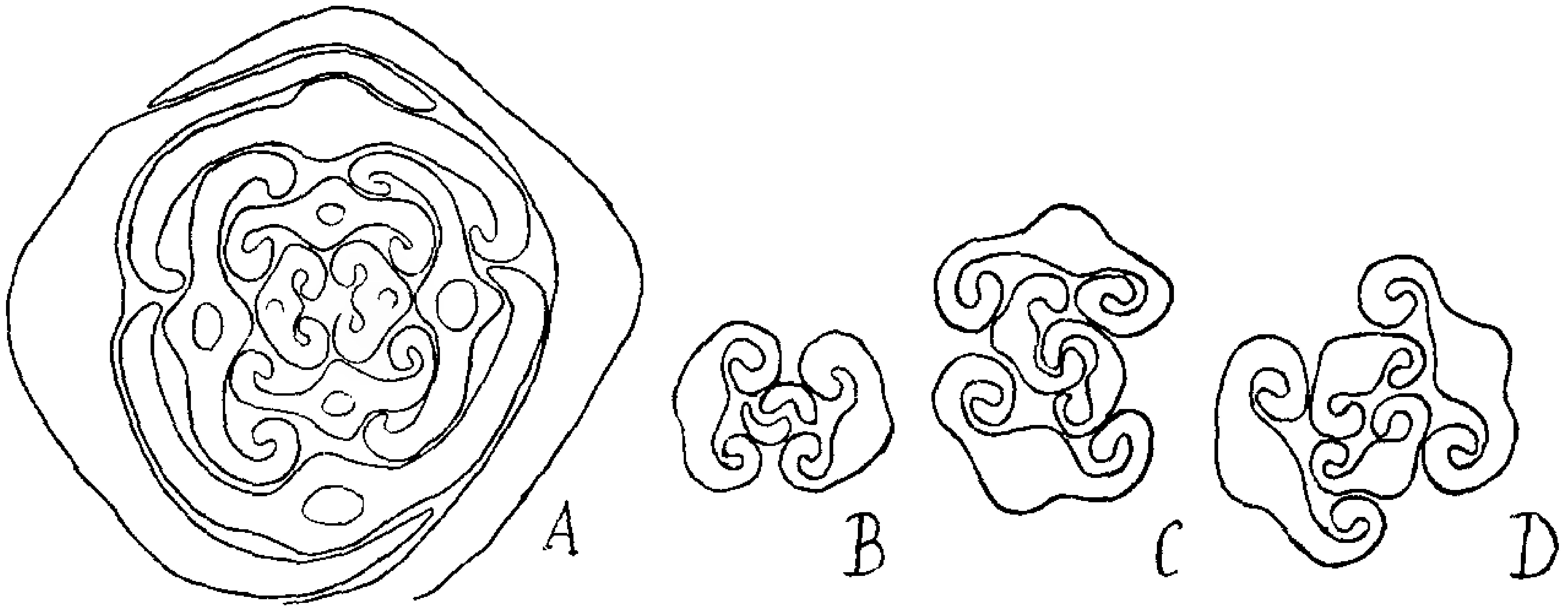


Fig. 23. Evonymus verrucosus. *A* Ein Querschnitt durch die Mitte einer Winterknospe; alle Blätter sind gleichmässig von beiden Seiten eingerollt. *B*, *C*, *D* Drei successive Schnitte durch den oberen Theil einer Knospe; man sieht, dass die Knospenlage mit der Form der Blätter und ihrer Grösse in engem Zusammenhang steht.

Bei den bisher geschilderten Pflanzen war die Knospe nur aus Blättern allein gebildet. Einen complcirteren Fall stellen solche Knospen dar, welche neben den Blättern auch Stipulae besitzen. Als Beispiel hiefür kann Rhamnus cathartica gelten. Die ersten Anlagen der Blätter von Rhamnus cathartica sind denjenigen der anderen Rhamnus-Arten ähnlich; dann tritt der Unterschied ein, indem die Lamina von Rh. cathartica nicht regelmässig auf den beiden Seiten wachsen, sondern von beiden Seiten eingerollt sind. Aus der Fig. 24 sieht man, dass die peripherischen Blätter eine etwas andere Knospenlage als die mittleren haben. Aus Obigem ist schon klar, dass die Raumverhältnisse diese Knospenlage fördern. Die peripherischen Blätter können nur in der Richtung nach links und nach rechts sich ausbreiten, während für die mittleren mehr Raum von aussen nach innen zur Verfügung steht. Alle bis jetzt angeführten Beispiele zeigten die von beiden Seiten eingerollte Knospenlage bei den Pflanzen mit decussirter Blattstellung. Eine solche Knospenlage ist auch nicht selten bei spiraliger Blattstellung, wie es bei Pyrus communis, Populus, manchen Salix u. s. w. zur Erscheinung tritt.

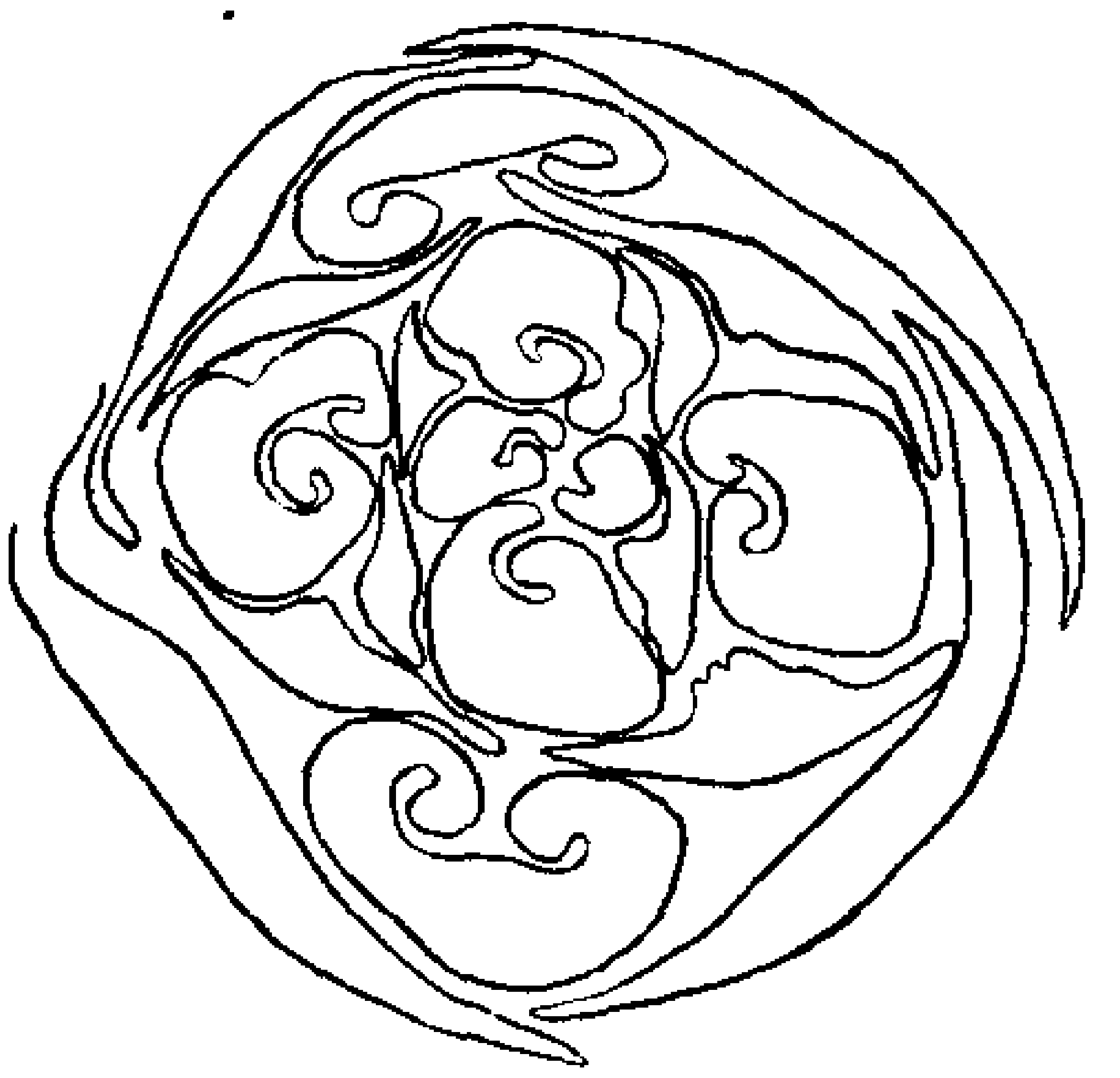


Fig. 24. Rhamnus cathartica. Die Blätter sind von beiden Seiten eingerollt; die Form ihrer Knospenlage wird durch die Raumverhältnisse beeinflusst. Die peripherischen sind flach, während die inneren in der Richtung von aussen nach innen ausgebreitet sind.

Die von beiden Seiten eingerollte Knospenlage ist sehr verbreitet bei den Wasserpflanzen mit den schwimmenden Blättern, z. B. Nymphaea, Nelumbium, Potamogeton u. s. w. Die jungen Blätter dieser Pflanzen sind in der Blattscheide der älteren verborgen und haben also während ihrer Entwickelung einen engen Raum zur Verfügung. Ihre Knospenlage steht mit der definitiven Form und dem definitiven Bau der Blätter in Uebereinstimmung. Ein Beispiel dafür stellen die jüngsten Blätter von Victoria regia dar, welche noch keine kräftigen Nerven ausgebildet haben. In der Mitte geschnitten, zeigen sie einen mächtigen Mittelnerv und allmählich nach innen eingerollte Spreiten

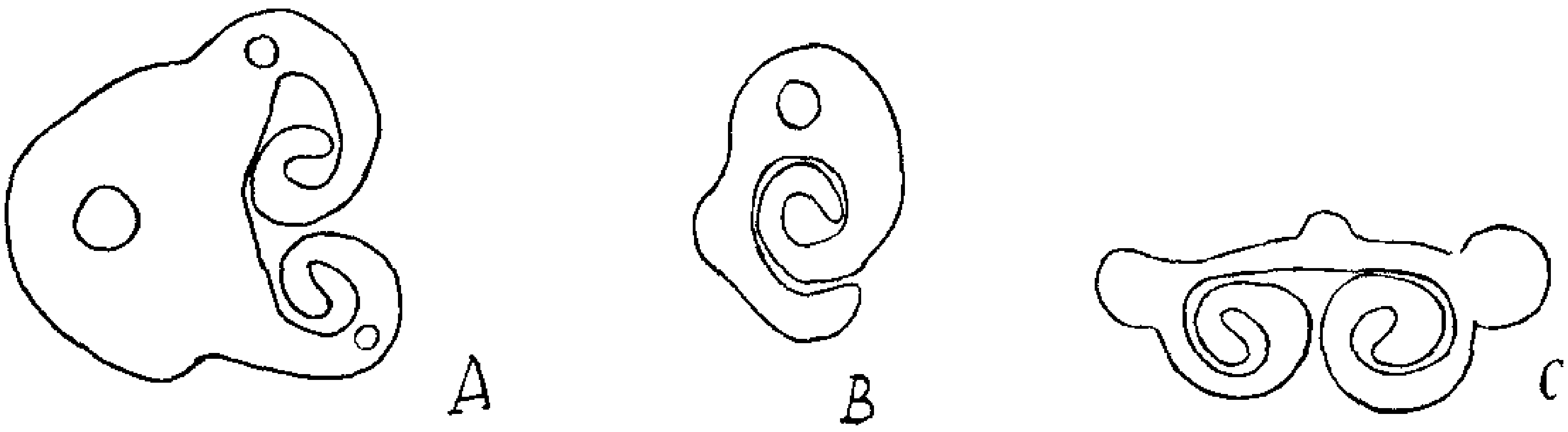


Fig. 25. Victoria regia. *A* Querschnitt durch ein ganz junges Blatt, durch die Mitte desselben geführt. *B* Querschnitt durch den oberen Theil eines Blattes. *C* Querschnitt durch ein älteres Blatt; die stark gebildeten Seitennerven bedingen eine etwas andere Knospenlage als diejenige von *B*.

(Fig. 25*A*). Wenn ein Schnitt durch den oberen Blatttheil geführt ist, zeigen sie eine andere Knospenlage, und es sind dann die Spreiten in einander eingerollt, was mit dem schmäleren Blattnerven zusammenhängt (Fig. 25*B*). Wenn man jetzt ein älteres Blatt durchschneidet, bei welchem die Seitennerven schon ziemlich entwickelt sind, sieht man schon eine etwas andere Knospenlage. Das Blatt wird mehr in der Richtung von aussen nach innen plattgedrückt (Fig. 25 *C*).

In seiner schon früher erwähnten Arbeit betont Diez die von beiden Seiten eingerollte Knospenlage der Wasserblätter verschiedener Pflanzen. Er ist der Meinung, dass eine solche Knospenlage durch den Mangel einer scharf hervortretenden Nervatur und durch die lederige Consistenz der Blätter verursacht wird. Gewiss bleiben diese Eigenschaften nicht ohne Einfluss auf die Knospenlage der Schwimmblätter der Wasserpflanzen. Die maassgebenden Ursachen liegen aber in den Wachsthumsvertheilungen in den Blättern.

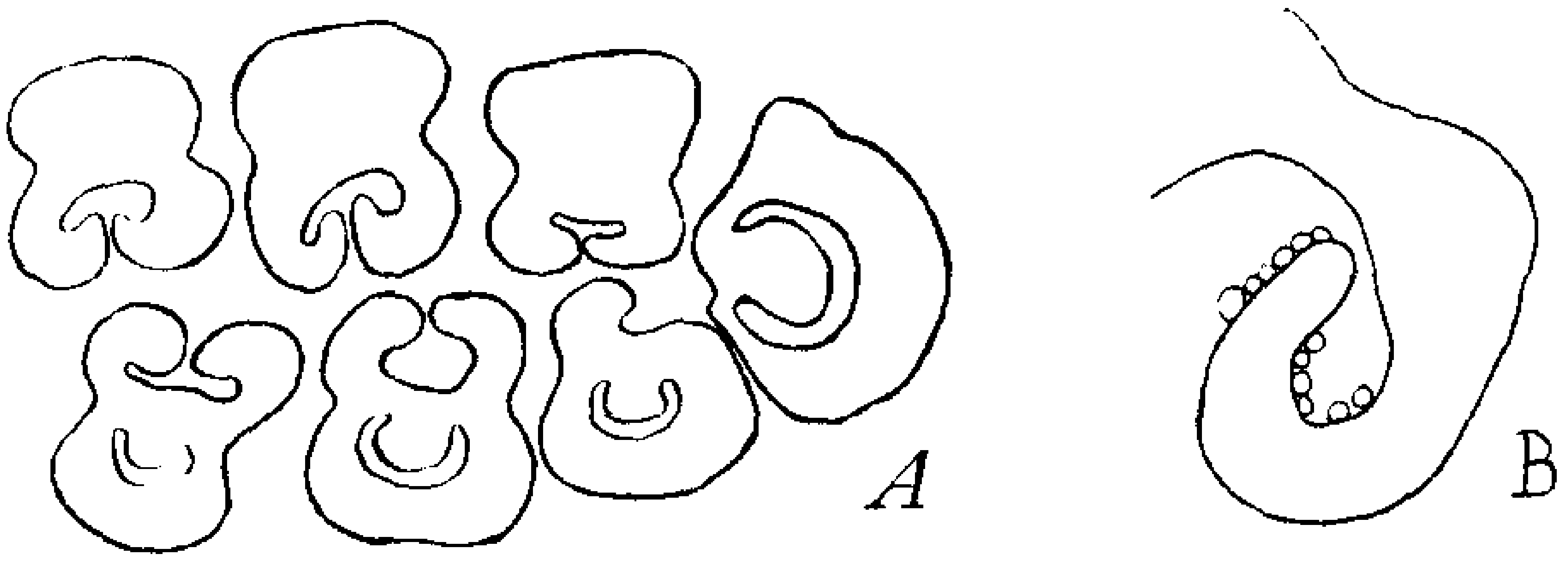


Fig. 26. Pterocarya caucasica. *A* Querschnitt durch ein Blatt; die Theilblättchen zeigen eine von beiden Seiten eingerollte Knospenlage. *B* Ein Schnitt durch den Blattrand; die Entstehungsfolge der Drüsen zeigt die Wachsthumsvertheilung auf den beiden Seiten der Spreite an.

Nicht nur die einfachen Blätter, sondern auch die zusammengesetzten können eine von beiden Seiten eingerollte Knospenlage haben. Wenn es auch nicht gerade sehr oft der Fall ist, so sind doch solche Beispiele keine seltenen. Pterocarya caucasica, Sambucus-Arten u. a. können als solche Pflanzen bezeichnet werden. Die einzelnen Theilblättchen verhalten sich wie die auf beiden Seiten eingerollten einfachen Blätter. Die Fig. 26*A* stellt das ganze Blatt von Pterocarya caucasica dar, während auf der Fig. 26*B* der fortwachsende Rand des Fiederblättchens abgebildet ist. Man sieht aus der Vertheilung der Drüsenhaare, dass das Wachsthum intensiver auf der äusseren als auf der inneren Seite vor sich geht.

Am Schlusse dieses Absatzes will ich eine kleine Tabelle anfügen, um die relativen Zahlenangaben zwischen den erwachsenen und meristematischen Blättern zu zeigen.

Tabelle IV.

Name der Pflanze	Definitive Länge des Blattes	Länge des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen	Definitive Breite des Blattes	Breite des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen
Viburnum lentago .	100 mm	0,5 mm	1 : 200	25 mm	2,0 mm	1 : 12,5
V. lantana . . .	82	0,37	1 : 121	25	1,2	1 : 28
Cornus ammonum .	145	0,4	1 : 350	16	1,3	1 : 13
Rhamn. cathartica .	50	0,4	1 : 125	10	0,8	1 : 12,5
Pyrus communis .	75	1,0	1 : 75	12	1,0	1 : 12
Potam. natans . .	110	1,0	1 : 160	10	0,56	1 : 18
Sambuc. nigra . .	55	1,4	1 : 40	14	1,0	1 : 14
Pterocarya cauc. .	80	0,4	1 : 200	15	0,9	1 : 16
Saururus cernuus .	132	1,5	1 : 88	28	2,0	1 : 14

Die Besprechung dieser Angaben erfolgt etwas später mit derjenigen der zurückgerollten Knospenlage.

Die von beiden Seiten zurückgerollte Knospenlage, die letzte Form, zu der ich jetzt übergehe, scheint nicht so häufig zu sein, als die anderen Typen der Knospenlage. Bemerkenswerth ist die Thatsache, dass fast alle Polygonaceen diese Knospenlage haben. Bei anderen Pflanzen kommt diese Knospenlage bei Rhodoraceen, Compositen öfters vor, seltener bei den Repräsentanten von anderen Familien: Rosaceen, Apocynaceen, Rutaceen u. s. w.

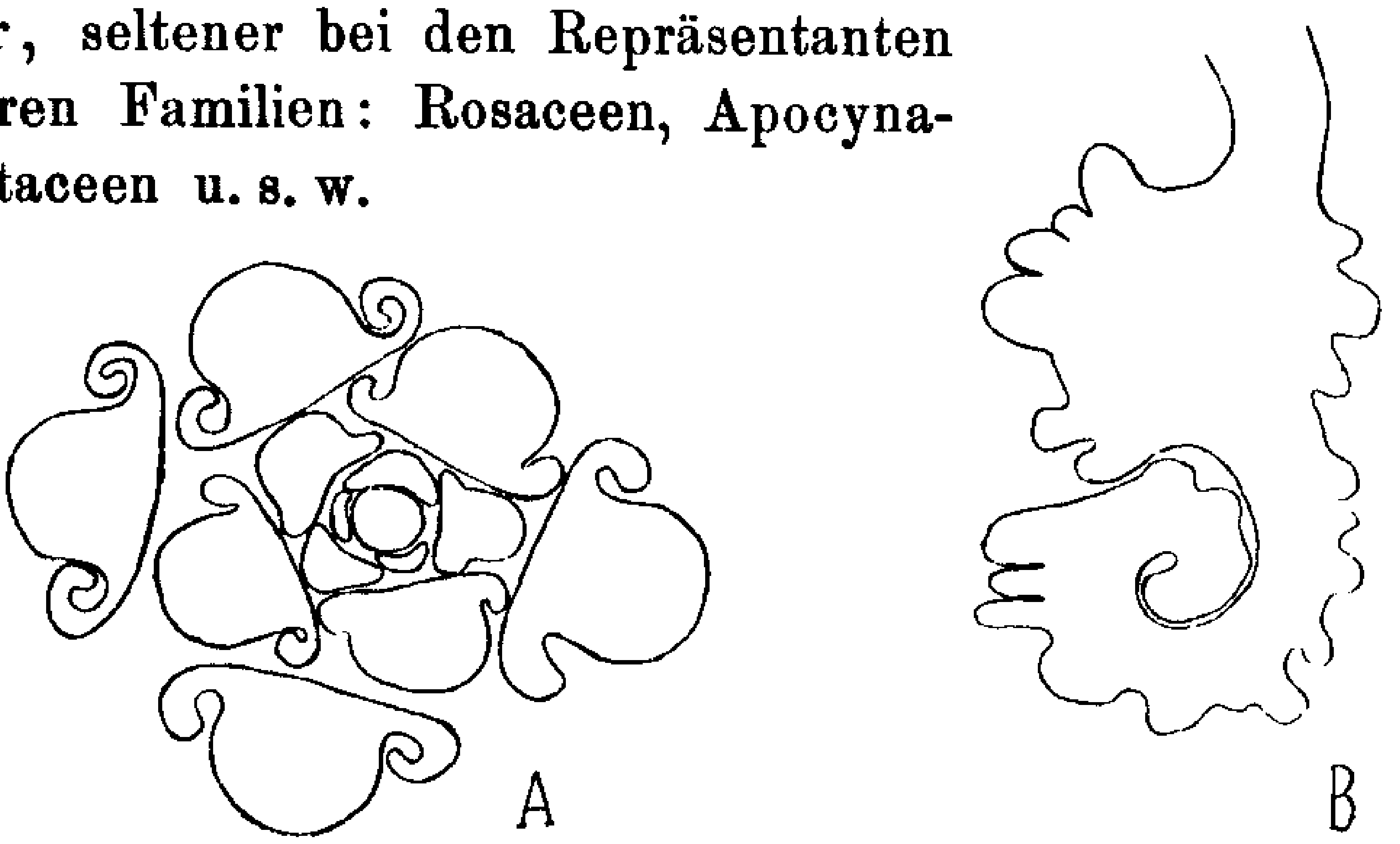


Fig. 27. Rhodora canadensis. *A* Querschnitt durch die Winterknospe, die von beiden Seiten zurückgerollte Knospenlage der Blätter zeigend. *B* Querschnitt durch den Blattrand. Die Entstehungsfolge der Drüsen zeigt auf die ungleiche Wachsthumsvertheilung auf den beiden Seiten der Spreite.

Die Beschreibung dieser Knospenlage soll mit der Knospe gewisser Rhodoraceen oder einiger anderen Pflanzen, z. B. Beta vulgaris, beginnen, deren Blätter keine Stipulae haben. Ihre Knospenlage wird nur durch Wachsthumsverhältnisse befördert. Bei Rhodora canadensis

(Fig. 27*A*) bilden die jüngsten Blättchenlagen zuerst sehr starke Mittelnerven, von denen nach rechts und links Spreiten herauswachsen. Das embryonale Wachsthum geht auf der inneren (oberen) Seite intensiver vor sich als auf der äusseren (unteren), was die Zurückrollung verursacht. Die sich bildenden Drüsenhaare erlauben eine leichte Beobachtung der Wachsthumsverhältnisse (Fig. 27*B*). Ebenso werden die zurückgerollten Blätter bei anderen Rhodoraceen gebildet.

Potentilla fruticosa, welche zusammengesetzte Blätter hat, zeigt dieselbe Knospenlage. Die Blätter sind mit Stipulen umgeben, die Theilblättchen aber stehen zu einander ebenso wie die Blätter der Rhodoraceen.

Phellodendron amurense mit zusammengesetzten Blättern hat dieselbe Knospenlage und die Theilblättchen stehen frei zu einander. Endlich haben wir bei den Polygonaceen (Fig. 28) den Fall, dass alle Blätter von den tutenförmigen Ochrea umschlossen sind. Die Raumverhältnisse werden infolge dessen vermindert und die Blätter rollen sich daher zurück, was nur von dem ungleich vor sich gehenden embryonalen Wachsthum bedingt ist.

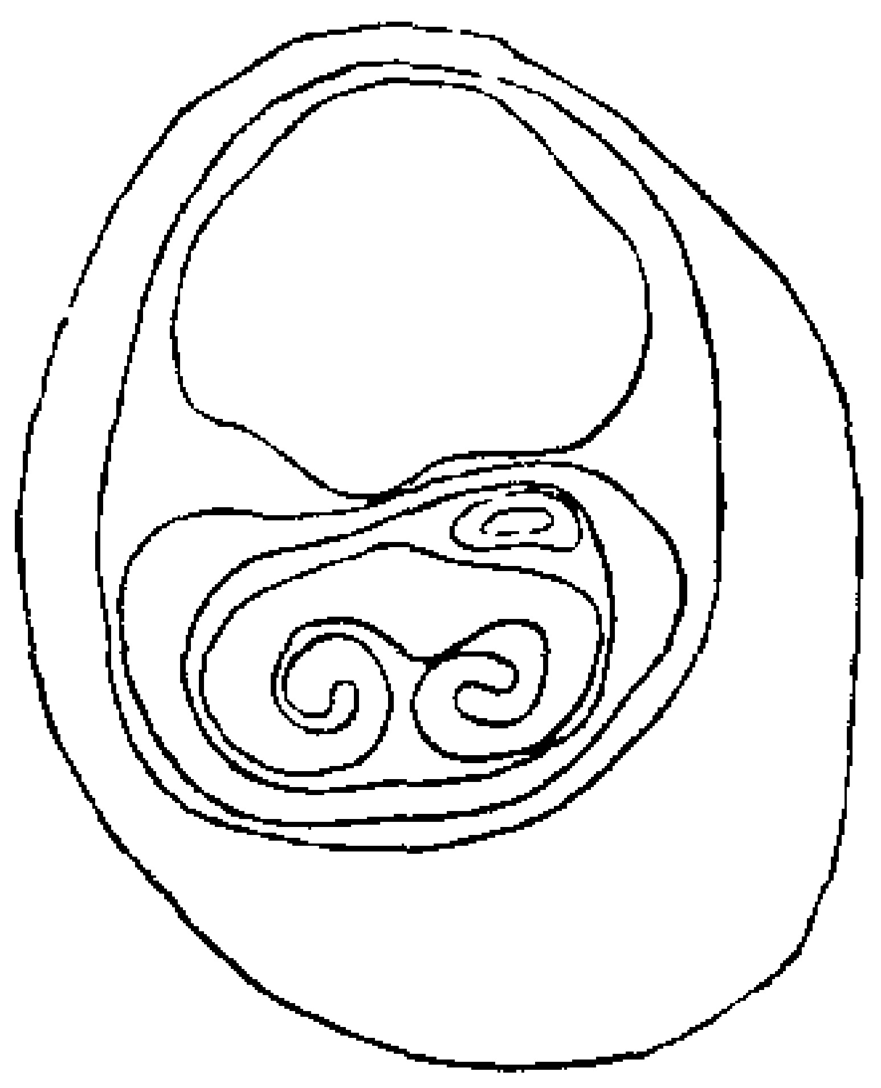


Fig. 28. Rumex scutatus. Querschnitt durch eine Knospe; das Blatt ist von einer Tute umschlossen und weist eine von beiden Seiten zurückgerollte Knospenlage auf.

Einige Zahlenangaben können zur Illustration der Grösse des embryonalen Wachsthums dienen.

Tabelle V.

Name der Pflanze	Definitive Länge des Blattes	Länge des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen	Definitive Breite des Blattes	Breite des Blattes, als es das Embryow. beendet	Verhältn.-Zahlen
Polygonum cuspid.	105 mm	0,5 mm	1 : 210	41 mm	3,3 mm	1 : 13
P. amplex . . .	190	4	1 : 48	39	3,0	1 : 13
Phellod. amurense .	45	0,4	1 : 112	11	1	1 : 11
Rhodora canadens.	55			12	0,68	1 : 18
Rhodod. Cunningh.	120	1,0	1 : 120	42	1,4	1 : 30

Wenn wir jetzt die Angaben der Tabellen IV und V mit denjenigen der Tabellen II und III vergleichen, werden wir sehen, dass Randwachsthum bei den beiden zuletzt besprochenen Typen viel intensiver als bei den ersteren vor sich geht. Wir sehen ferner, dass die Zahlen, welche die Verhältnisse zwischen der Breite der erwachsenen und der noch meristematischen Blätter zeigen, fast bei allen Pflanzen constant bleiben oder in sehr engen Grenzen schwanken.

Wenn man die eingerollte und die zurückgerollte Knospenlage mit einander vergleicht, kann man sehen, dass sie zwei parallele Reihen bilden. Rhodora und Pyrus, Phellodendron und Pherocarya, Nymphaeaceen und Polygonaceen sind Repräsentanten solcher Reihe. Es ist klar, dass dieselben Ursachen diese Typen der Knospenlage wie die anderen befördern, und es liegt kein anderer Grund vor zur Erklärung des Unterschiedes zwischen diesen beiden Reihen, als Vertheilung des embryonalen Wachsthums in den Blättern.

Bevor ich zu allgemeinen Schlüssen übergehe, welche aus diesen Untersuchungen sich ergeben, werde ich kurz die Knospenlage einiger Ausnahmsfälle beschreiben, und zwar diejenige der sog. heterophyllen Pflanzen und einiger blattähnlichen Gebilde.

Bei der Besprechung derjenigen Blätter, welche mit Nebenblättern ausgestattet sind, habe ich mich nicht mit der Knospenlage der Stipulae beschäftigt. Wenn wir aber diese in Beobachtung ziehen, werden wir sehen, dass in den meisten Fällen die Knospenlage der Stipulae eine andere und fast ausschliesslich rinnenförmige ist. Das hängt ohne Zweifel damit zusammen, dass die Stipulae eine einfachere Form und ein geringes embryonales Wachsthum haben. Nur selten werden die Stipulae stark entwickelt, was z. B. bei einigen Papilionaceen der Fall ist. So hat Lathyrus Aphaca keine Blätter, sondern ihre Function wird von den Nebenblättern übernommen. Ausgewachsen sind sie ca. 20 mm lang und 15 mm breit, aber während ihres embryonalen Wachsthums sind sie bis 0,27 mm lang und 0,3 mm breit. Die relativen Verhältnisse sind also 1:74 und 1:50 und gleichen denjenigen der wachsenden Blätter. Ihre Knospenlage ist rinnenförmig, wie es in Goebel's Organographie abgebildet ist (Fig. 77 pag. 109). Ebenso ist auch Pisum sativum mit grossen Nebenblättern versehen, welche eine rinnenförmige Knospenlage und ein ganz geringes embryonales Wachsthum haben. Die Stipulae folgen in allen übrigen Verhältnissen denselben Factoren, welche für die Blätter festgestellt sind, d. h. ihre Knospenlage hängt von ihrem Bau und von den Raumverhältnissen in der Knospe ab. Ein Beispiel mag genügen. Bei Rhamnus Cathartica sind die Stipulae halbmondförmig und bilden in der Mitte viele Drüsenhaare, während die Ränder zwischen den älteren Blättern und Stipulis weiter wachsen und die ihnen zur Verfügung stehenden Räume ausfüllen. Ihre Ränder wachsen an und für sich gerade aus, wenn aber kein Raum dazu vorhanden ist, biegen sie sich bogenförmig um, wie es die Fig. 29 darstellt.

Was die Knospenlage der Blätter der heterophyllen Pflanzen betrifft, so ist sie durch dieselben Factoren bedingt, welche die Knospenlage der gleichen Blätter befördern. Die Knospenlage der heterophyllen Blätter macht den Eindruck, als ob die ungleichförmigen Blätter zwei verschiedenen Pflanzen angehörten. Einige Beispiele werden das erklären.

Potamogeton natans hat, wie bekannt, zweierlei geformte Blätter, die einen sind untergetaucht, bandförmig, ohne Stiel und Spreite, während die anderen auf der Wasseroberfläche schwimmen, ovale Spreite und einen langen Stiel haben. Die Knospenlage der Wasserblätter ist höchst einfach und flach, die der Schwimmblätter aber von beiden Seiten eingerollt. Die ersteren haben ein ganz kurzes embryonales Randwachsthum und erreichen im meristematischen Zustande kaum 0,1 mm Breite, während dasselbe bei den anderen längere Zeit andauert. Die Spreiten sind zur Zeit, wo sie das embryonale Randwachsthum beendigen, ca. 0,6 mm breit.

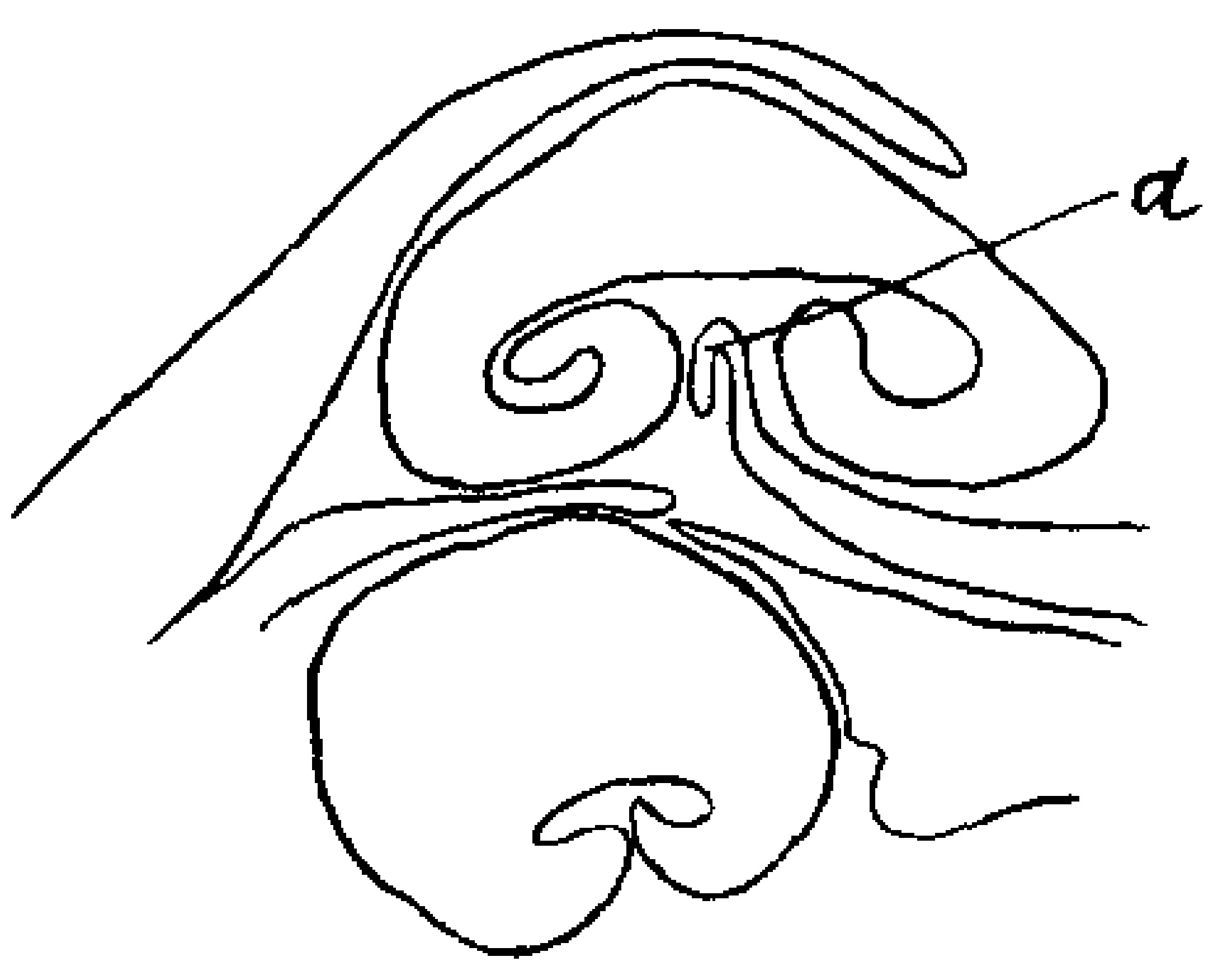


Fig. 29. Rhamnus cathartica. Das Nebenblatt *a* ist auf seinem Rand eingebogen, da ihm kein Raum zum Wachsthum in gerader Richtung zur Verfügung steht.

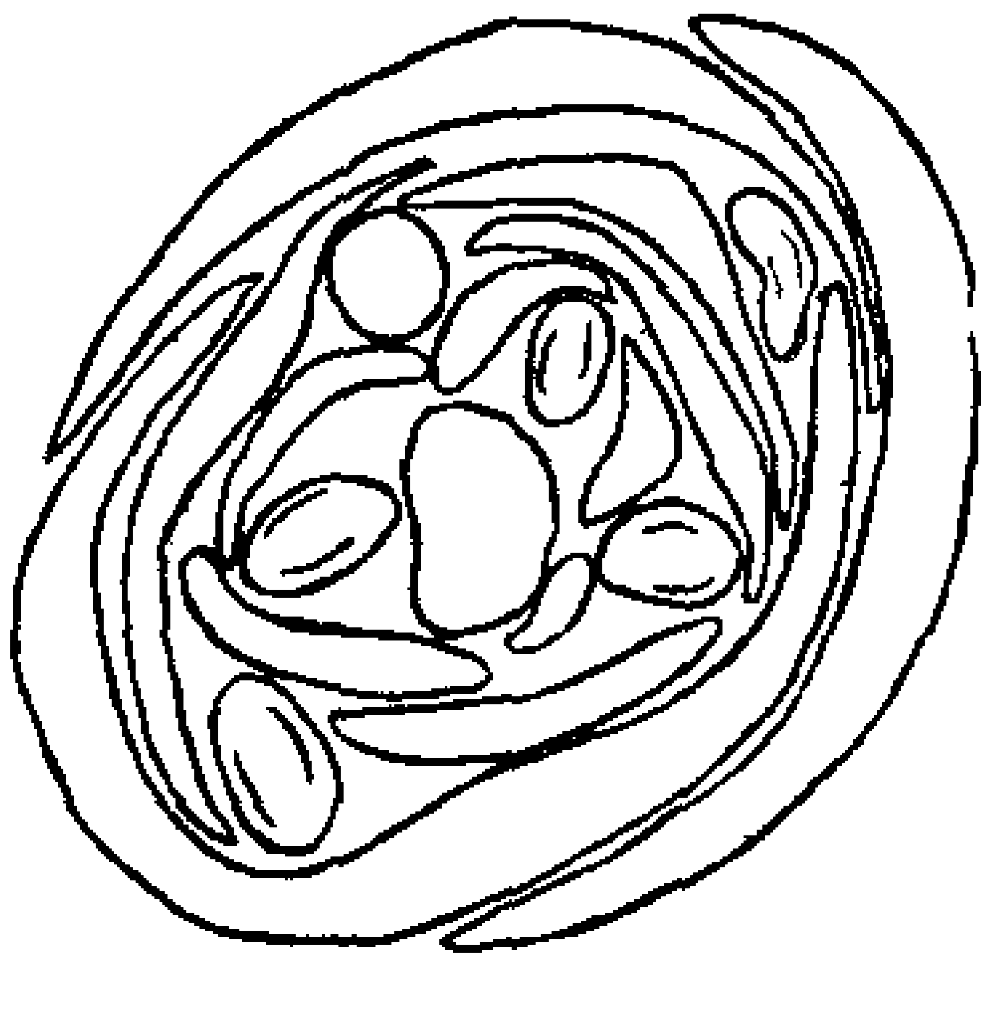


Fig. 30. Acacia saligna. Querschnitt durch eine junge Knospe. Die Phyllodien, welche senkrecht zur Sprossaxe entstehen, bekommen später durch Mangel an Raum eine schiefe bezw. parallele Lage.

Limnophila heterophylla hat fein geschnittene, fast fadenförmige Wasserblätter, während die Luftblätter eine länglich-lanzettliche Form haben. Die Knospenlage der Luftblätter ist rinnenförmig, während die der Theile der Wasserblätter etwas abgeflacht und mit ganz kurzem embryonalem Wachsthum versehen ist.

Cabomba caroliniana mag auch als Beispiel der heterophyllen Pflanzen angeführt werden. Wie es schon Raciborski[1]) nachgewiesen hatte, besitzt diese Pflanze zweierlei schon auf den frühesten Entwickelungsstadien verschiedene Blätter. Einige von den oben genannten Pflanzen sind insofern von Interesse, als sie zeigen, dass die Knospenlage ausschliesslich von Wachsthumsvertheilung abhängt. So besitzen die Wasser- und Schwimmblätter von Potamogeton je eine Tute, und es stehen ihnen während ihrer Entwickelung dieselben Raumverhältnisse zur Verfügung. Es haben aber die Wasserblätter eine flache, die Schwimmblätter eine von beiden Seiten eingerollte Knospenlage.

---

[1]) Raciborski, Die Morphologie der Cabombeen und Nymphaeaceen. Flora 1894.

Die Phyllodien einiger Acacia-Arten können als Beispiel blattähnlicher Gebilde aufgefasst werden. Bei Acacia saligna entstehen die Phyllodien als kleine Wülste, deren Längsaxe senkrecht zu der des Sprosses liegt. Sie zeigen ein ganz kurzes embryonales Wachsthum und gehen bald in Dauergewebe über. Ihre Knospenlage ist immer flach und steht zu den Raumverhältnissen in denselben Beziehungen, wie diejenige der Blätter. Auf der Fig. 30 ist ein Querschnitt durch die junge Knospe von Acacia saligna dargestellt. Man sieht, dass die mittleren Phyllodien senkrecht zur Längsaxe des Sprosses stehen, da ihnen ein grosser Raum in dieser Richtung zur Verfügung steht. Die zwei äusseren Phyllodien haben die Richtung verloren, und zwar liegt das äusserste jetzt parallel, während das andere eine schiefe Lage zur Längsaxe des Sprosses gewonnen hat.

Nach Obigem kann kein Zweifel bestehen, dass die Raumverhältnisse der Knospe eine solche Verschiebung verursacht hatten. Es sei hiebei erwähnt, dass die Phyllodien ein sehr kurzes embryonales Scheitel- und Randwachsthum haben. Die Verhältnisse zwischen den ausgewachsenen und den mit meristematischem Gewebe versehenen Blättern sind für Acacia saligna 1:520 (Länge) und 1:150 (Breite); für Acacia melanoxylon sind sie 1:750 und 1:150.

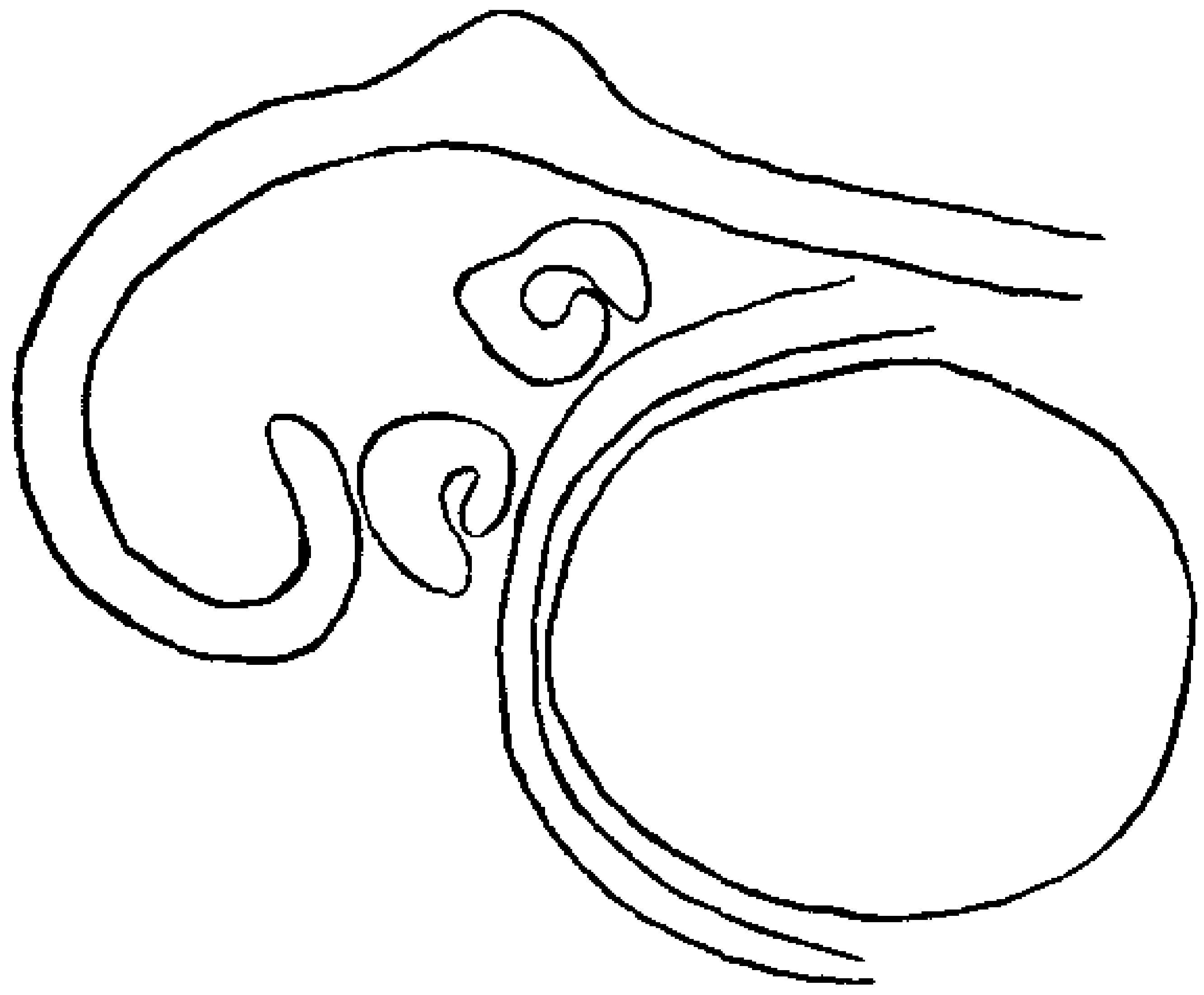


Fig. 31. Lathyrus ochrus. Querschnitt durch eine Endknospe. Die Axe ist flügelartig ausgebreitet und in der Knospenlage eingerollt.

Wenn der Spross anstatt rund zu sein flach oder geflügelt wird, zeigt er auch in der Knospe eine etwas andere Lage als gewöhnliche cylindrische Sprosse. Auf der Fig. 31 ist die junge Knospe von Lathyrus ochrus im Querschnitt dargestellt. Wir sehen hier den eingerollten geflügelten Spross, die Lamina der tiefer auswachsenden Blätter und eine Blüthenknospe. Bei Ruscus sind die Phyllocladien auch in der Knospe flach und zeigen ein sehr frühzeitig erlöschendes embryonales Wachsthum.

Es hat also die Besprechung der blattähnlichen Organe gezeigt, dass sie in ihrer Knospenlage nicht von der der Blätter abweichen.

In Obigem wurden also die Haupttypen der Knospenlage der Laubblätter untersucht und ich gehe nunmehr zu allgemeinen Schlüssen über, welche aus den beschriebenen Beobachtungen zu ziehen sind.

Es hat schon Diez aus seinen Untersuchungen den Schluss gezogen, dass die Knospenlage der Blätter im Allgemeinen nicht mit den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den verschiedenen Pflanzengruppen in Zusammenhang steht. Diese Arbeit kann den Schluss von Diez nur bestätigen.

Ferner können wir sehen, dass die Knospenlage eine Resultante von verschiedenen Componenten ist, welche in zwei Gruppen getheilt werden können. Es kommt zuerst in Betracht die definitive Form der Blätter und ihr Bau (Vertheilung und Ausbildung der Nerven, Beschaffenheit der Spreiten u. s. w.), die ihrerseits mit der Vertheilung des embryonalen Wachsthums eines Blattes in nächster Beziehung stehen. Diese Factoren also, die definitive Form und der definitive Bau der Blätter und die Vertheilung des embryonalen Wachsthums, können in eine Gruppe gestellt und als innere Ursachen bezeichnet werden.

Ihnen reihen sich die anderen Factoren an, welche als äussere Factoren zu bezeichnen sind. Es sind die Raumverhältnisse der Knospe.

Während die ersteren in der individuellen Entwickelungsgeschichte einer Knospe immer dieselben bleiben und sich nie verändern, sind die äusseren Factoren inconstant und man kann aus den Beobachtungen der Naturerscheinungen oder auf dem Wege der Experimente zeigen, dass die Raumverhältnisse der Knospe thatsächlich die bei der Bildung der Knospenlage betheiligten Factoren sind; mit deren Veränderungen verändert sich auch die Knospenlage des Blattes.

Wenn die Raumverhältnisse der gesammten Knospe sich ändern, bleiben aber die der einzelnen Blätter unverändert; so ist es selbstverständlich, dass die Knospenlage der Blätter dieselbe bleibt. Die Knospe von Corylus, Tilia und einiger anderen Bäume können radiär und dorsiventral gebaut sein, wie es durch Untersuchungen und Experimente festgestellt worden ist. Da aber die Folge der Organenentwickelung auf beiden Typen der Knospe dieselbe bleibt, verändern sich die Raumverhältnisse und die Knospenlage einzelner Blätter nicht. Man darf nun die Fig. 1, 2, 3 der Arbeit von Weisse[1] und die Fig. 17 dieser Arbeit nachsehen, um sich zu überzeugen, dass sämmtliche derartige Veränderungen der Raumverhältnisse keinen Einfluss auf die Knospenlage ausüben.

Anders wird es, wenn eine locale Störung der Raumverhältnisse einzelner Blätter vorkommt. Dann verändert sich auch ihre Knospenlage. Diese localen Störungen können entweder durch die Natur selbst oder artificiell veranlasst werden, was in Folgendem an einigen Beispielen gezeigt werden soll.

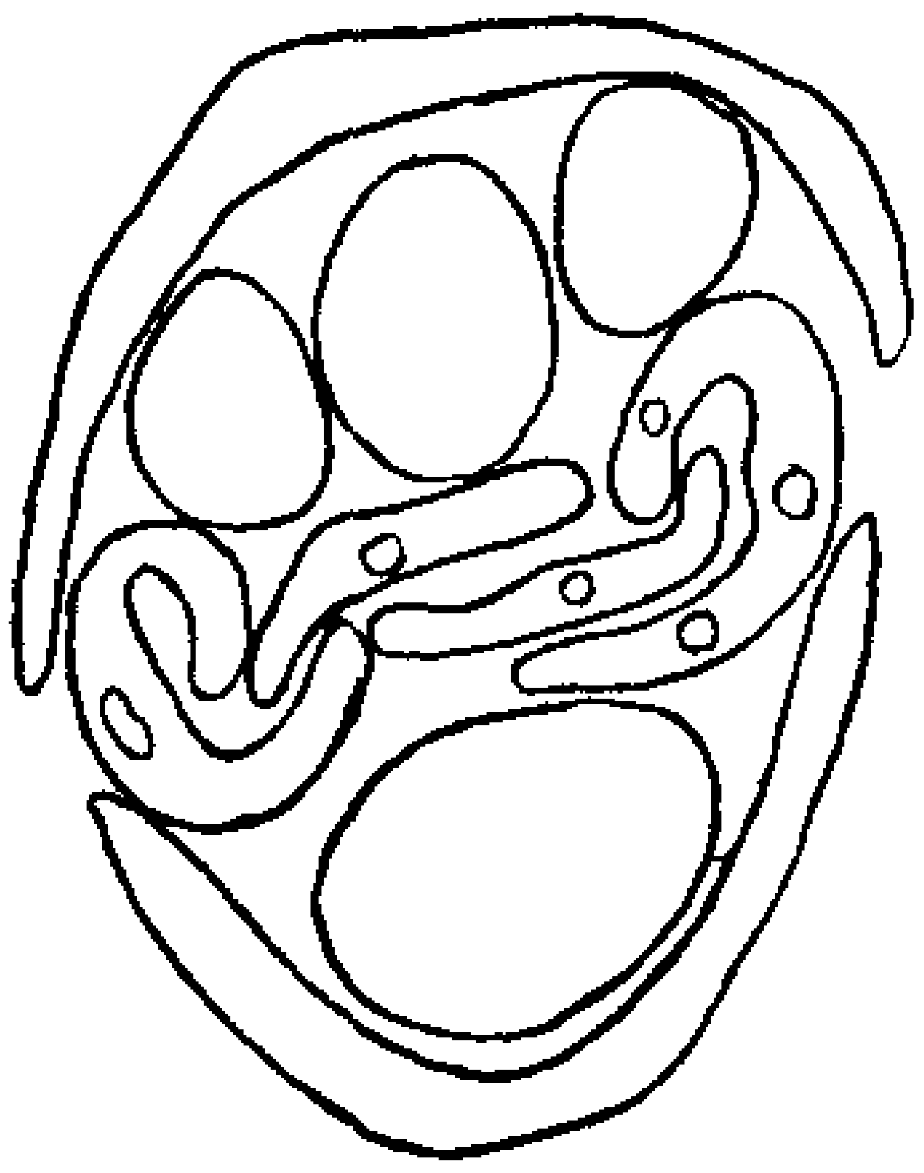


Fig. 32. Evonymus europaeus. Querschnitt durch eine Knospe, in welcher vier Blätter sich entwickelt haben. Die Knospenlage der Blätter ist infolge dessen eine andere als diejenige der Laubknospen.

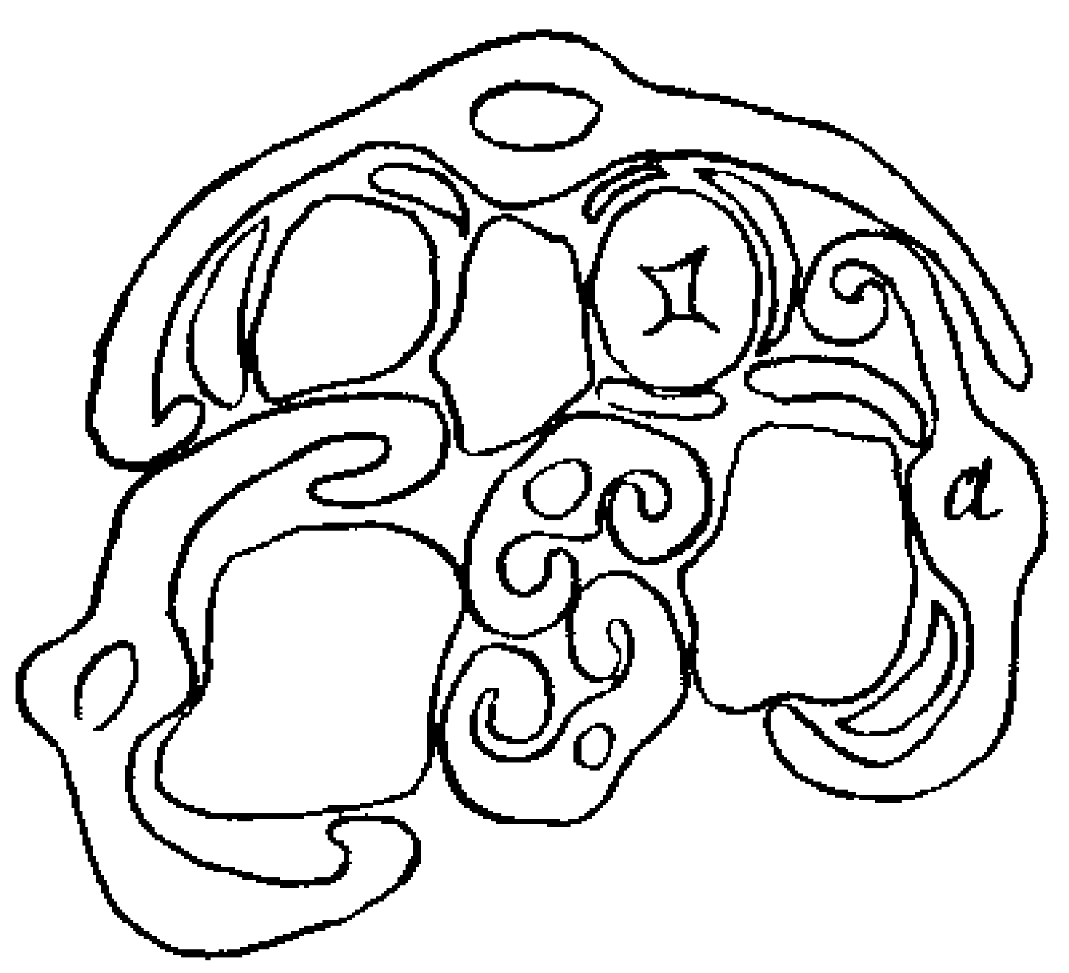


Fig. 33. Evonymus europaeus. Querschnitt durch eine Blüthenknospe. Die Ausbildung der Blüthen vermindert die Raumverhältnisse der Knospe, was einen Einfluss auf die Knospenlage der Blüthen hat. Das Blatt *a* zeigt eine verschiedene Knospenlage auf seinen beiden Rändern.

Evonymus europaeus oder verrucosus haben eine von beiden Seiten eingerollte Knospenlage (Fig. 33). Diese Lage bleibt unverändert und nur die obersten Theile des Blattes haben eine etwas andere Knospenlage, was schon oben besprochen worden ist und was mit der Form der Lamina zusammenhängt. Wenn aber in der Knospe Blüthen zur Ausbildung kommen, verändern sich die Raumverhältnisse der Knospe, und die Knospenlage der Blätter kann infolge dessen nicht eine von beiden Seiten eingerollte sein, da hiefür nicht Raum genug vorhanden ist. Die Fig. 32 zeigt vier Blätter von Evonymus europaeus, welche durch die vier früher ausgebildeten Blüthen so gehemmt sind, dass beinahe eine flache Knospenlage zu Stande kommt.

---

[1] Siehe Weisse l. c. — Auch Syringa vulgaris kann dreireihig beblätterte Sprossebe kommen. Es bleibt dies aber ohne Wirkung auf die Knospenlage der Blätter.

Auf der Fig. 33 wird der andere Fall gezeigt; die mittleren Blätter von Evonymus verrucosus zeigen die für sie gewöhnliche eingerollte Knospenlage, während die äusseren beinahe offen sind. Das Blatt *a* zeigt eine verschiedene Knospenlage auf beiden Seiten. Auf einer Seite ist es eingerollt, auf der anderen wächst es gerade aus. — Lonicera alpigena zeigt auch die von beiden Seiten eingerollte Knospenlage. Nun kommen die Blüthen zur Entwickelung. Die Knospenlage der äusseren Blätter wird kaum eine rinnenförmige, während diejenige der mittleren eine zusammengelegte wird (Fig. 34).

Das Blatt von Caltha palustris hat eine spiralig eingerollte Knospenlage. Wird in der Knospe eine Blüthe angelegt, so rollt sich das Blatt nicht und bleibt offen.[1]) Werden aber die Blüthen später angelegt, zur Zeit, zu welcher schon die Streckung der Blätter beginnt, so können sie natürlich keinen Einfluss auf die Knospenlage haben.

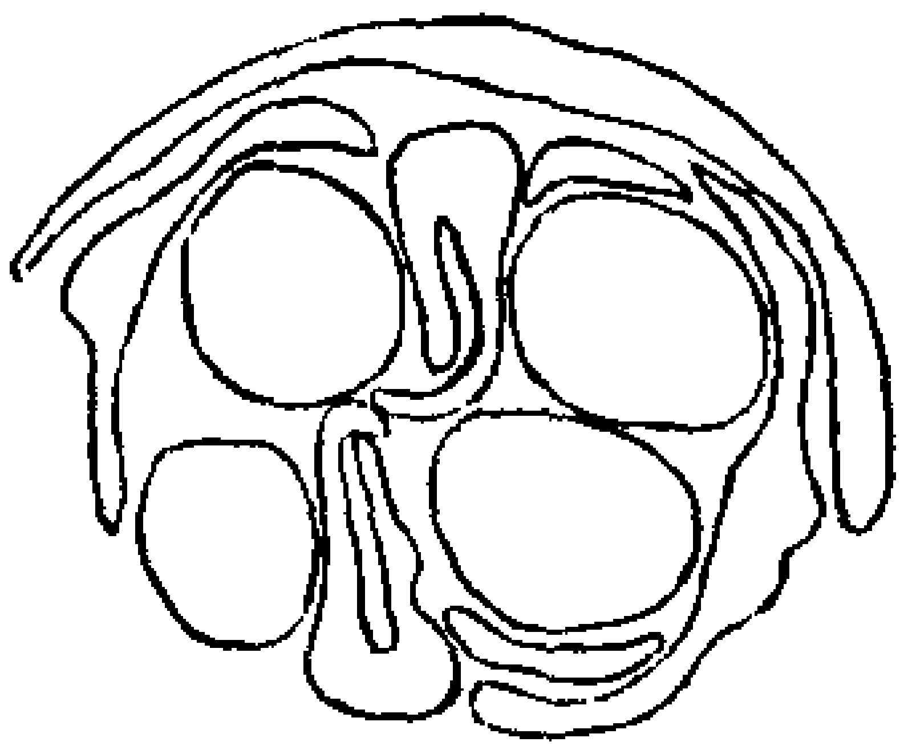


Fig. 34. Lonicera alpigena. Querschnitt durch eine Blüthenknospe. Die Blätter, welche zwischen den Blättern sich befinden, sind zusammengelegt, statt von beiden Seiten eingerollt zu werden.

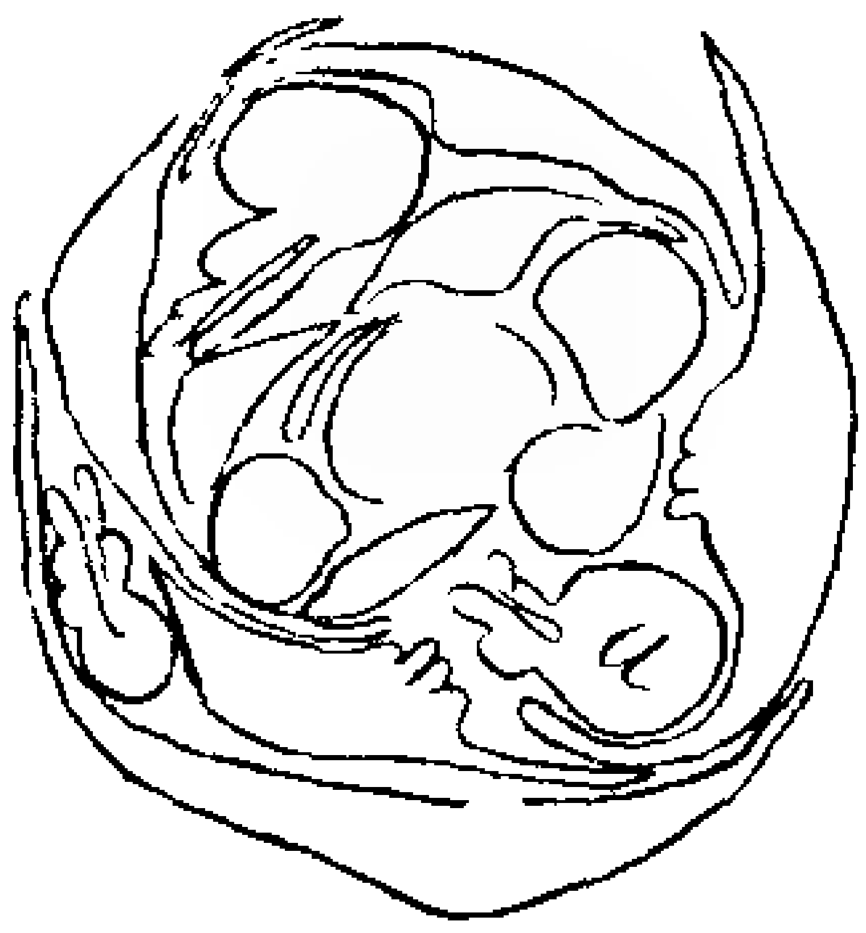


Fig. 35. Rhamnus imeretina. Querschnitt durch eine Winterknospe. Das Blatt *a* hat mehr Raum als die anderen Blätter und steht infolge dessen nicht parallel, sondern beinahe senkrecht zur Längsaxe des Sprosses.

Bei der Besprechung der Knospenlage von Rhamnus imeretina habe ich hervorgehoben, dass die Blätter zuerst senkrecht zur Längsaxe des Sprosses sich bilden, aber später durch die ihnen zur Verfügung stehenden Raumverhältnisse zur Seite geschoben werden. Die Wirkung der Raumverhältnisse wird durch eine Missbildung bestätigt. Wie es die Fig. 35 zeigt, haben die Nebenblätter einen grossen, beinahe kreisrunden Raum gebildet. Infolge dessen ist das Blatt nicht mehr zur Drehung genöthigt und wächst gerade in seiner ursprünglichen Richtung zur Längsaxe des Sprosses aus, während die anderen Blätter in derselben Knospe schief oder beinahe parallel zur Längsaxe des Sprosses entwickelt werden. Bei Alnus, Betula und anderen Cupuliferen ist, wie es auch schon besprochen wurde, die Knospenlage der Blätter nicht durchaus dieselbe. Während die in der Mitte

---

1) Vgl. Goebel, Organographie pag. 508.

der Knospe liegenden Blätter zusammengelegt sind, sind die äussersten beinahe offen. Die zwischen ihnen liegenden sind mehr oder weniger offen. Man konnte schon vermuthen, dass solche Verschiedenheiten nur Folgen der Raumverhältnisse sind. Die weiteren Beobachtungen zeigen das zweifellos. Die mittleren Blätter von Alnus sind in ihren unteren Theilen offen, während sie in den oberen zusammengelegt sind und zwar an solchen Stellen, wo kein Blatt nach innen liegt. Die Winterknospe treibt im Frühjahr aus, und es bilden sich zu dieser Zeit noch neue Blätter. Die letzten von ihnen öffnen sich zur Zeit, zu welcher die Knospe nur ein paar Blätter enthält, die übrigen sind schon durch den in Streckung sich befindenden Spross weit von einander getrennt. Die zwei Stipulae, welche allein das äussere Blatt decken, sind *nicht im Stande, einem starken Drucke* des wachsenden Blattes zu widerstehen, sie öffnen sich daher etwas, und das Blatt wird auf der ganzen Länge zusammengelegt, was die Fig. 37 *A* und *B* zeigen. Auf der Fig. 37*A* sieht man das Blatt, welches annähernd durch die Mitte geschnitten war, während die Fig. 37*B* den unteren Theil des Blattes darstellt.

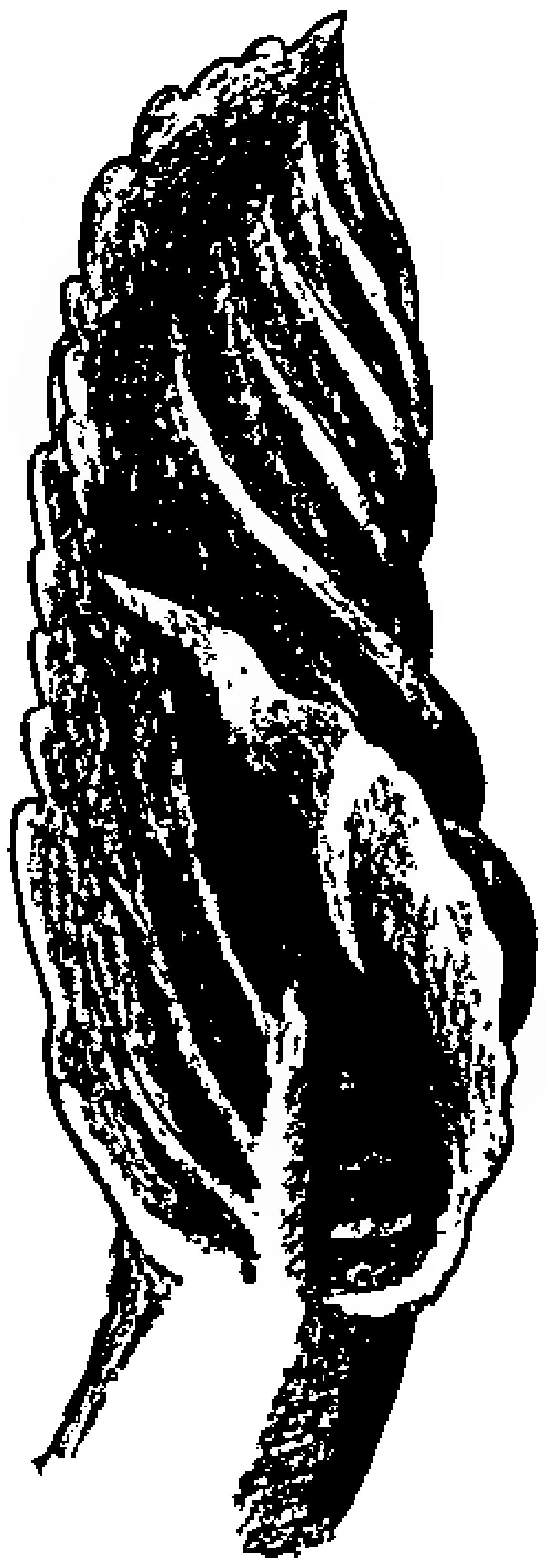


Fig. 36. Alnus glutinosa. Ein frei präparirtes Blatt. Der obere Theil ist zusammengelegt, während der untere offen bleibt.

Es muss hier auch der gefüllten Blüthen gedacht werden. Es spielen die Raumverhältnisse bei ihnen eine Rolle für die Knospenlage der umgebildeten Laubgefässe oder Carpelle. In einer Arbeit [1]) bespricht Goebel verschiedene Fälle der gefüllten Blüthen und gibt eine Reihe von Abbildungen der Blüthenknospen.

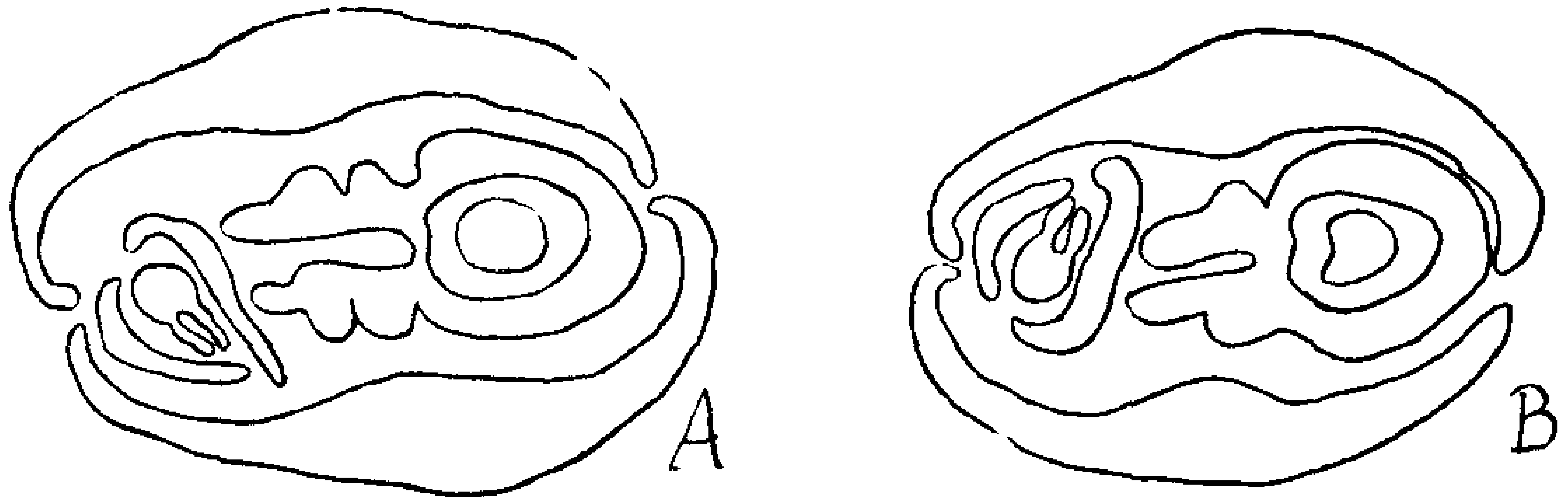


Fig. 37. Alnus glutinosa. *A* u. *B* Zwei Querschnitte durch eine Knospe. Die Blätter bleiben auf ihrer ganzen Länge offen.

So zeigen die Fig. 11 und 12 die Querschnitte durch die Blüthenknospen von Lychnis Chalcedonica und Cheiranthus Cheiri. Während die meisten

---

1) Goebel, Beitr. z. Kenntniss gefüllter Blüthen. Jahrb. f. wiss. Bot. XVII, 1886.

Blätter eine rinnenförmige oder flache Knospenlage haben, zeigen einige von ihnen eine zusammengelegte Knospenlage, was wohl mit den Raumverhältnissen zusammenhängt.

Diese Beobachtungen zeigen in klarer Weise die Wirkung der Raumverhältnisse auf die Knospenlage der Blätter. Einige Versuche, welche angestellt wurden, können das noch bestätigen. Man kann einerseits die Räume der in Entwickelung sich befindenden Knospen verengern, andererseits kann man sie verbreitern und den wachsenden Blättern mehr Raum als sie in der Knospe haben, verschaffen. Die Knospen von Prunus Padus, Evonymus verrucosus und Syringa vulgaris wurden in engen Glasröhren eingeschlossen und die Räume zwischen den konischen oberen Theilen der Knospe und den Röhrenwänden eingegypst.

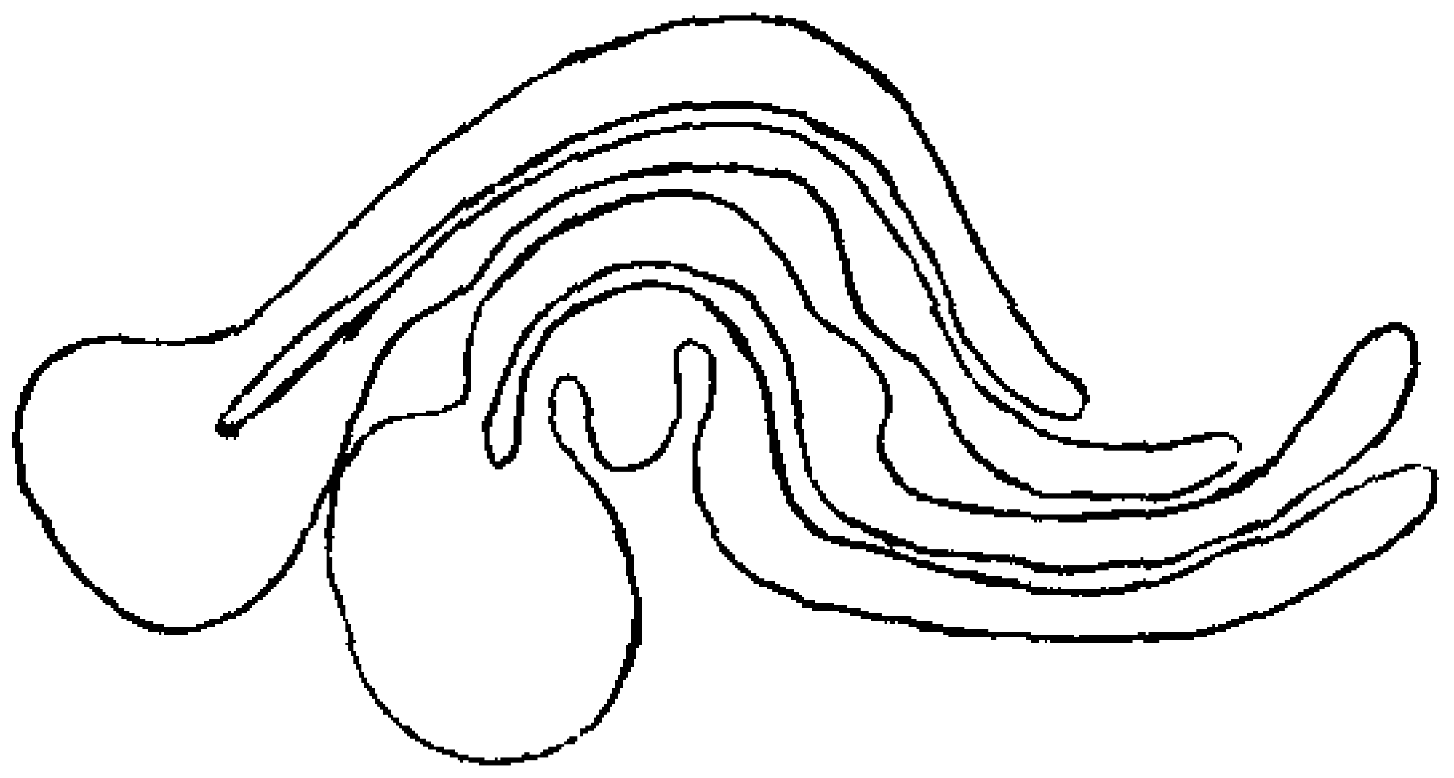


Fig. 38. Prunus Padus. Querschnitt durch zwei Blätter einer Knospe, welche in einer Glasröhre eingeschlossen war.

Wie es auch zu erwarten war, erhielten die Blätter eine andere Knospenlage, welche verschieden von der Knospenlage unter normalen Verhältnissen war, obgleich in beiden Fällen die embryonalen Wachsthumsverhältnisse dieselben geblieben sind. So zeigte Prunus Padus (Fig. 38) eine etwas wellige

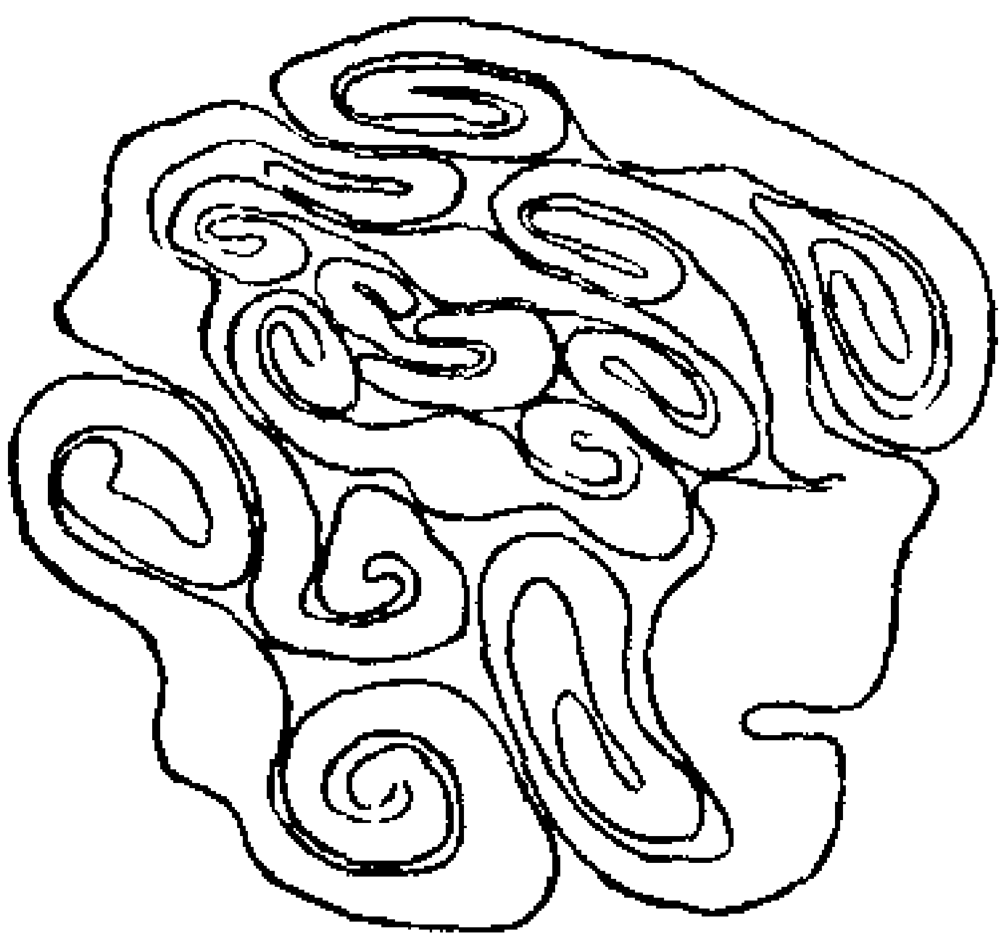


Fig. 39. Evonymus verrucosus. Querschnitt durch eine Knospe, welche in einer Glasröhre eingeschlossen und eingegypst wurde.

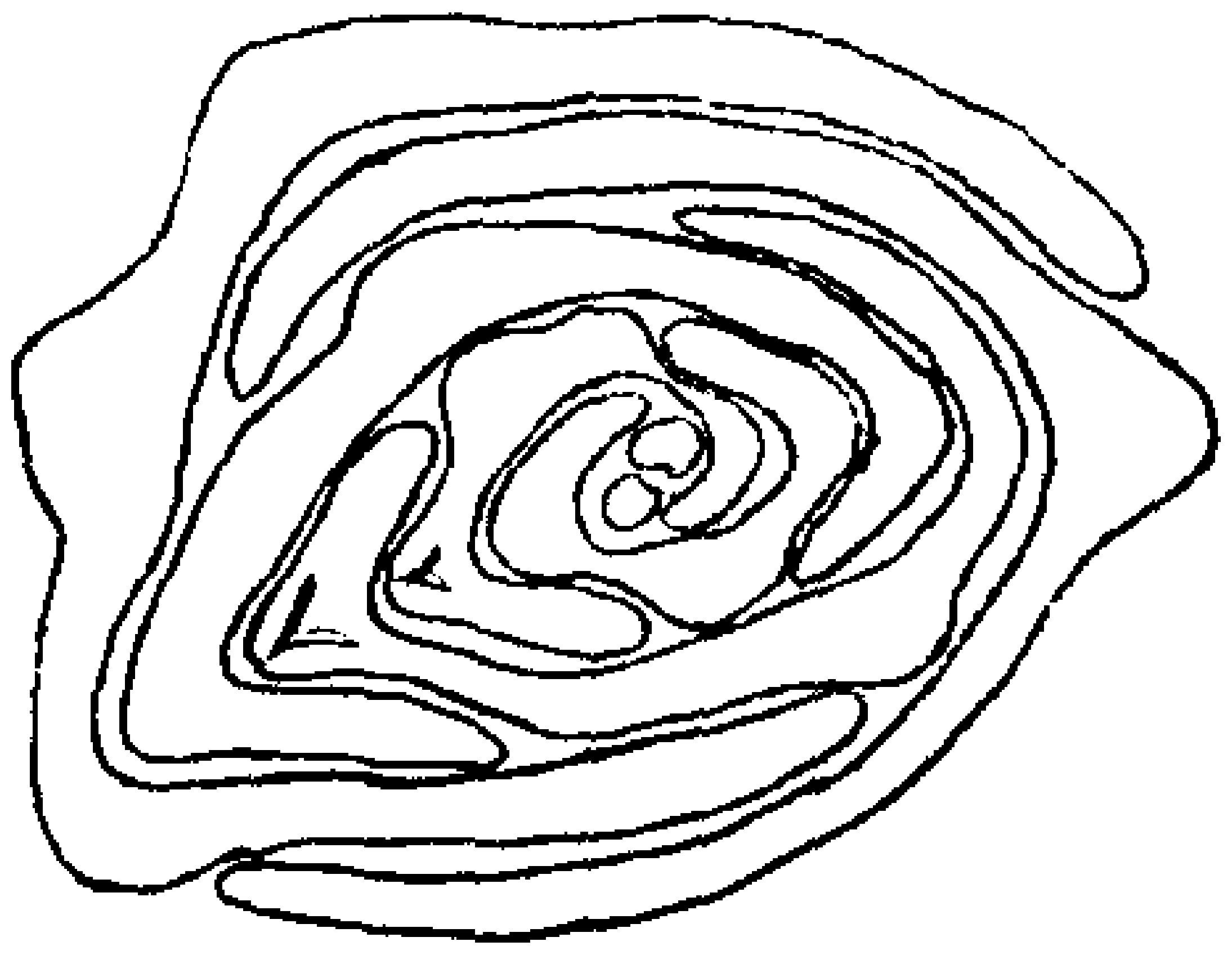


Fig. 40. Syringa vulgaris. Querschnitt durch eine eingegypste Knospe. Die Blätter haben eine andere Knospenlage als in den normalen Fällen bekommen und zeigen die Intercellularräume in den eckig gebogenen Theilen.

Knospenlage, bei Evonymus dagegen (Fig. 39) wurden die Blätter etwas platt gedrückt, während bei Syringa die Blätter eckig wurden und in den Kanten eine Bildung der Intercellular- und Lufträume zeigten (Fig. 40).

Die Magnolienblätter haben je zwei Stipulae, welche zu einer Tute verwachsen sind und nun einen engen Raum für die sich bildenden Blätter darbieten. Wenn man die jungen Blattanlagen von Magnolia acuminata beobachtet, so sieht man, dass sie eine flach zusammengelegte Lamina haben. Die Lamina breiten sich anfangs gerade aus und werden nicht gewellt; es dauert aber nicht lange, bis sie stärker als die umgebenden Stipulae wachsen. Dadurch werden die Lamina wellig gefaltet (Fig. 41 *A B*).

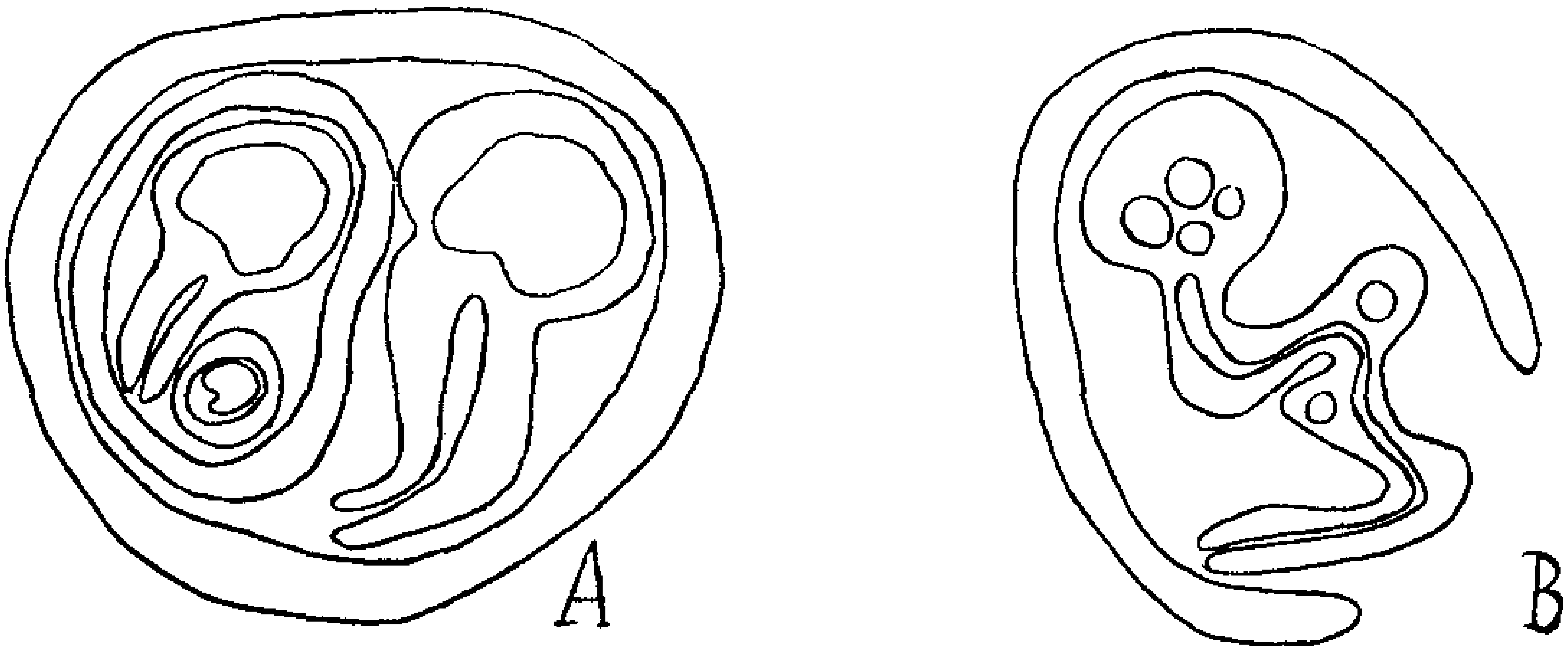


Fig. 41. **Magnolia acuminata.** *A* Querschnitt durch zwei junge Blätter, welche beinahe *glatt zusammengelegt sind. B Querschnitt durch ein älteres Blatt, welches* infolge Raummangels unregelmässig gekrümmt ist.

Wenn man aber sehr frühzeitig die Stipulae wegschneidet und die Magnolienblätter unter der Glasglocke cultivirt, sterben sie nicht ab, sondern wachsen weiter, und da ihnen nunmehr kein Hinderniss im Wege steht, so bleiben sie flach zusammengelegt und falten sich nicht ein (Fig. 42). Dieser Versuch stimmt also vollständig mit den oben beschriebenen, spät sich entwickelnden Blättern von Alnus überein.

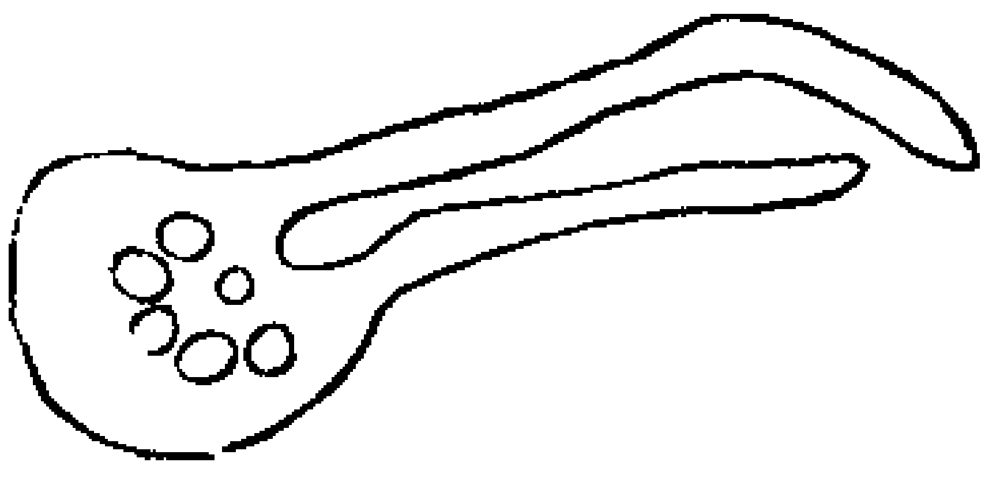


Fig. 42. **Magnolia acuminata.** Querschnitt durch das Blatt, welches ohne Stipulis gewachsen ist. Seine Knospenlage bleibt eine glatt zusammengelegte.

Wenn man die jungen sich bildenden Knospen etwas verletzt, halbirt u. s. w., kann man auch die Raumverhältnisse in den Knospen verändern. Bei Syringa vulgaris ist die Knospenlage der Blätter, wie schon gesagt, eine rinnenförmige, und es sind die Blätter in der Knospe so ausgebildet, dass die Mittelnerven allmählich in die Lamina übergehen (Fig. 10). Auf den halbirten Knospen zeigen die Blätter eine etwas andere Knospenlage. Die Fig. 43 *A B* stellt eine Knospe dar, welche in der Längsrichtung geschnitten wurde. Die noch in der Bildung sich befindenden Blätter haben eine andere Lage genommen als diejenigen der unbeschädigten Knospe. Ein anderer Fall zeigt, dass der mittlere Theil eines Blattes stark ausgewachsen ist (Fig. 44). Das kommt dadurch zu Stande, dass die nach aussen liegenden Knospenschuppen durchgeschnitten worden sind und infolge dessen das Blatt sich weiter an dieser Stelle entwickeln konnte.

Dasselbe zeigen auch andere Pflanzen. Bei Ulmus oder Rhamnus imeretina bekommen die gewöhnlich rinnenförmigen Knospenschuppen eine zusammengelegte oder unregelmässige Knospenlage, wenn die Knospe halbirt wurde, und die Raumverhältnisse gestatten den Knospenschuppen resp. den Blättern, nach der einen Seite mehr als nach der anderen zu wachsen (Fig. 45).

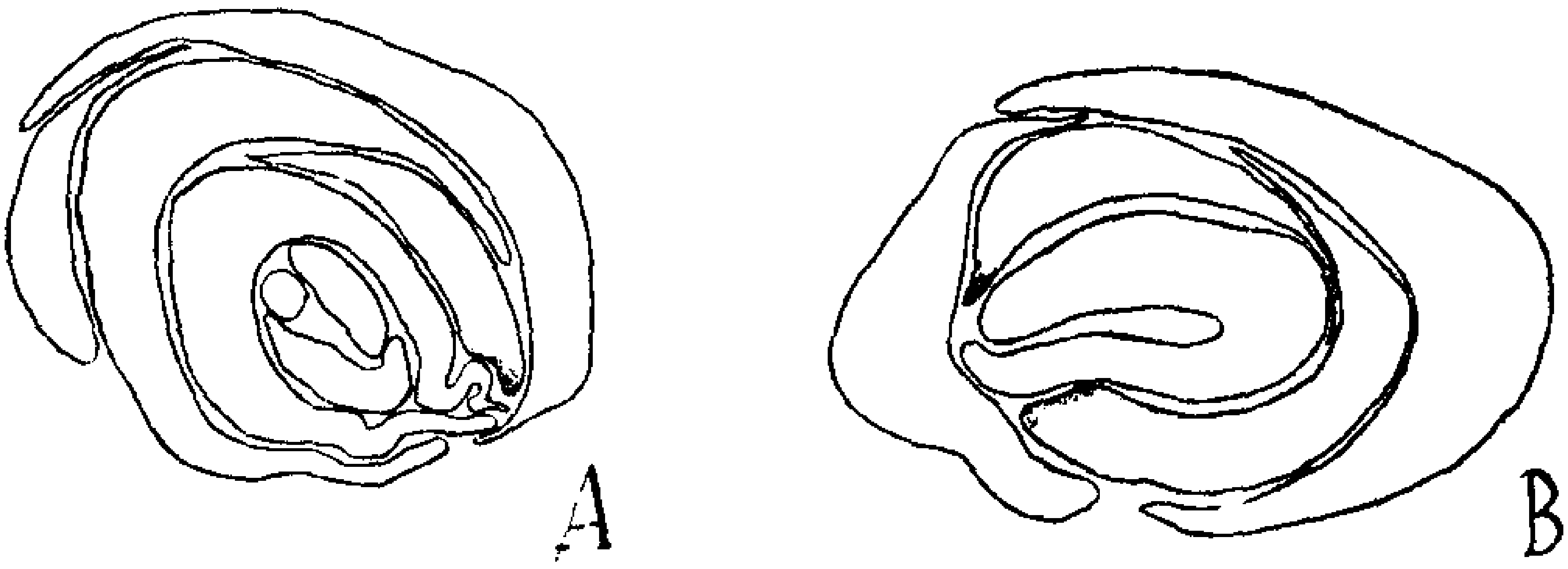


Fig 43. Syringa vulgaris. *A B* Eine halbirte Knospe. Die Knospenlage der Schuppen ist eine andere als in normalen Fällen.

Ein sehr instructives Beispiel stellen die Blüthen von Papaver dar. Wie bekannt, bilden sich die Kelchblätter bei dieser Pflanze sehr früh, während die Kronenblätter ziemlich spät erscheinen und in der Knospenlage wegen Mangel an Raum stark gefaltet werden. Beseitigt man sehr frühzeitig den Kelch und lässt die Krone ohne Kelch sich weiter entwickeln, so wachsen die Kronenblätter gerade aus, ohne Falten zu bilden (Fig. 46*A*). Wenn man einer des Kelches beraubten Blüthe einen künstlichen Kelch aus Glasröhrchen oder Staniol gibt, werden die Kronenblätter bei ihrer weiteren Entwickelung auch gefaltet, da ihnen wieder der enge Raum zur Verfügung steht (Fig. 46*B*)[1])

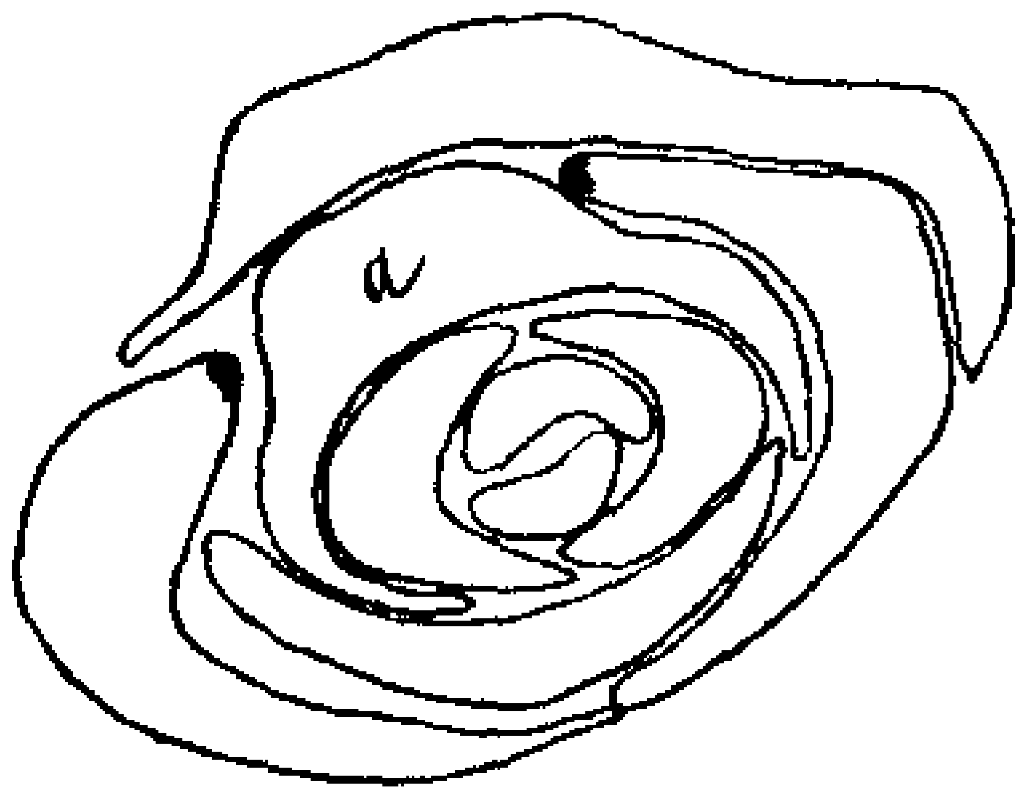


Fig. 44. Syringa vulgaris. Querschnitt durch eine verletzte Knospe. Der mittlere Theil des Blattes *a* ist sehr stark ausgewachsen.

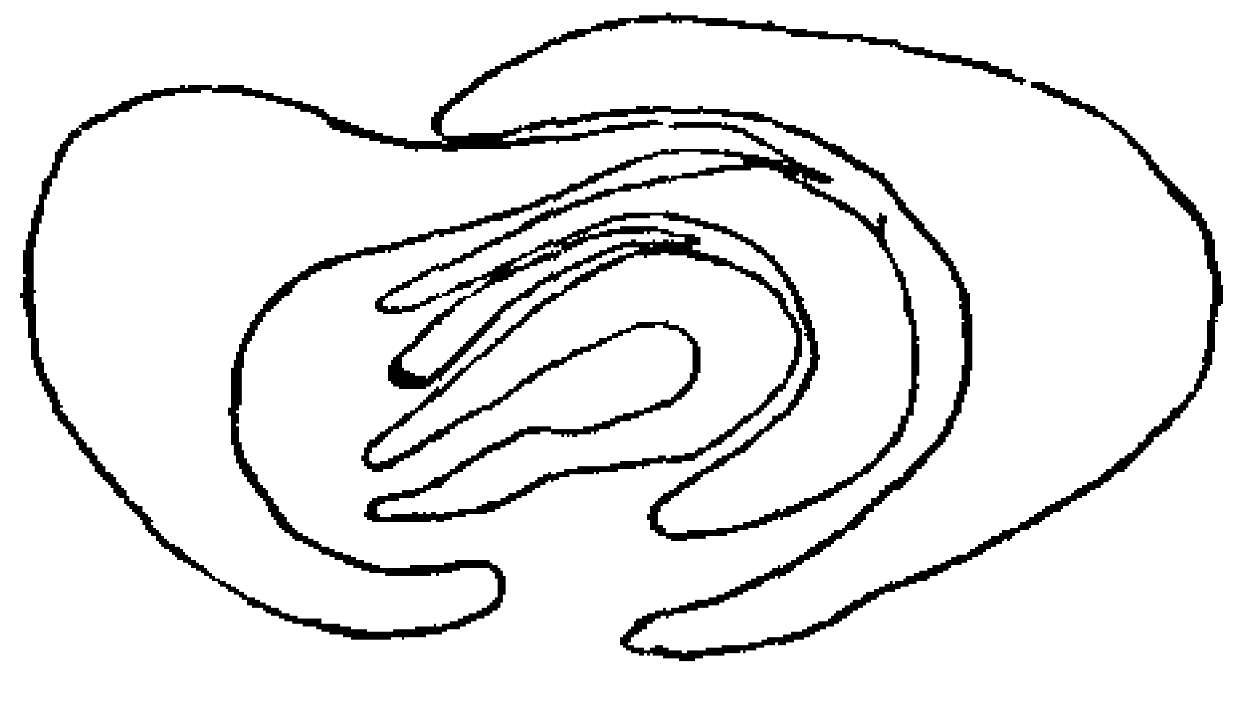


Fig. 45. Ulmus scabra. Querschnitt durch eine halbirte Knospe. Die Schuppen sind zusammengelegt, statt rinnenförmig zu werden (vgl. Fig. 43 *B*).

---

1) Die Fig. 36 und 46 *A B* sind von Herrn Assistent Dr. Dunzinger gezeichnet. Ich erlaube mir ihm an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen.

Diese Beispiele der Naturverhältnisse und einige Versuche zeigen ganz klar, dass die Raumverhältnisse eine stark ausgesprochene Rolle in der Knospenlage der Blätter spielen.

Aber nicht hierin liegt das Hauptmoment der Knospenlage.

Bei allen diesen Versuchen konnte man nur äusserst geringe Abweichungen in der Knospenlage durch Veränderung der Raumverhältnisse constatiren. Niemals war es gelungen, die Vertheilung der embryonalen Wachsthumszonen zu verändern und dadurch eine neue Knospenlage zu schaffen. Beseitigt man sehr frühzeitig die Ochrea bei Polygonaceen oder die Stipulae bei anderen Pflanzen, deren Blätter auf beiden Seiten ungleichmässiges Wachsthum aufweisen, so bleibt ihre Knospenlage immer dieselbe, d. h. die auf beiden Seiten zurückgerollte, da sie mit den Raumverhältnissen nicht in directer Beziehung steht.

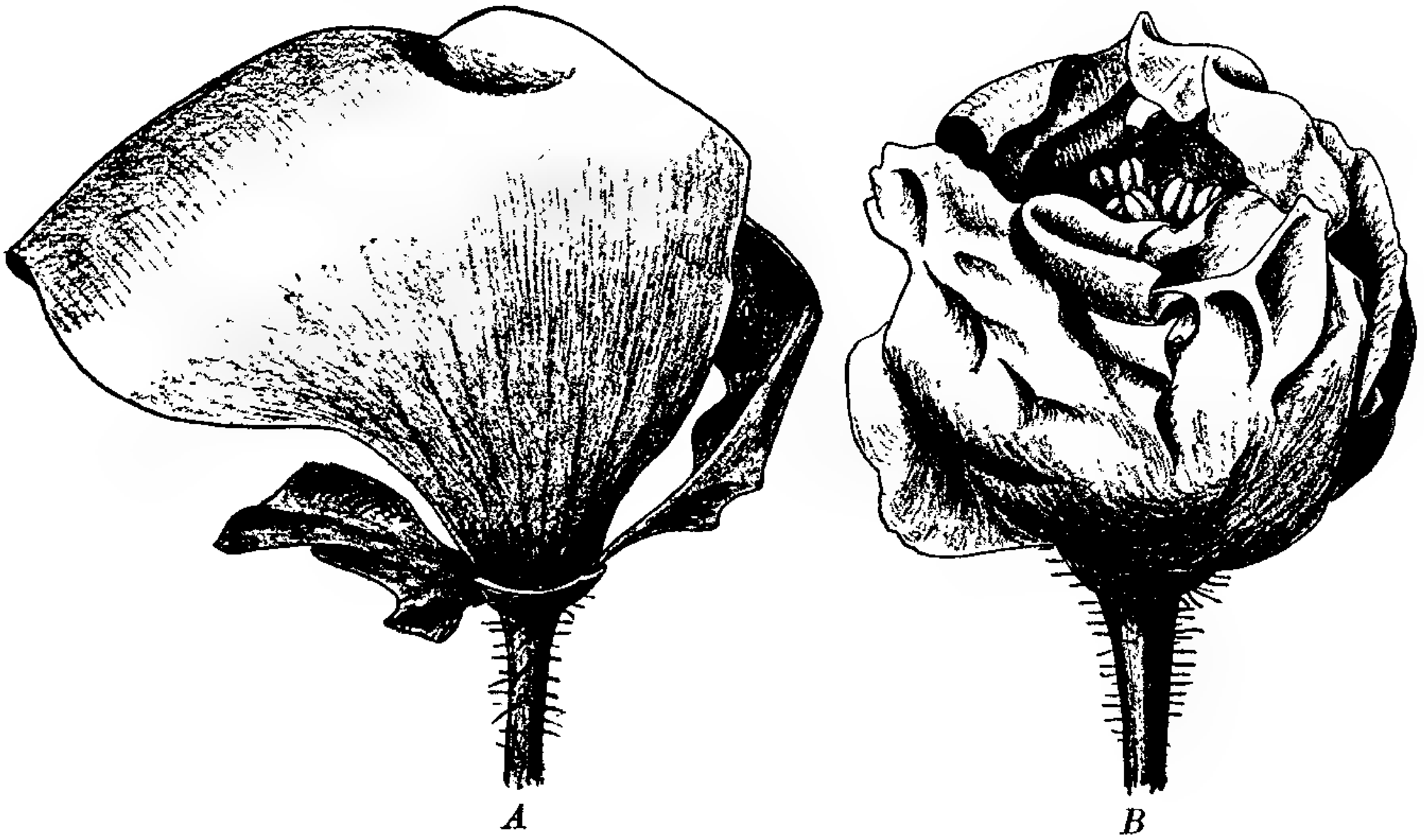


Fig. 46. *A* u. *B* Zwei Blüthen von Papaver. Die Knospenlage der Kronenblätter ist eine verschiedene. (Näheres siehe Text.)

Wenn wir jetzt alles oben Gesagte recapituliren, so können wir sehen, dass die Knospenlage das Resultat von verschiedenen Factoren ist, welche sich in äussere (das sind Raumverhältnisse) und innere (d. i. Vertheilung des embryonalen Wachsthums) theilen lassen.

München, Pflanzenphysiologisches Institut, Juli 1900.

Beiträge zur Kleistogamie.

Von

Wilhelm Rössler.

(Hierzu Tafel XVI und XVII und eine Textfigur.)

Die erste umfassende Arbeit über Kleistogamie verdanken wir H. v. Mohl[1]), die zweite Ch. Darwin.[2]) Auch seit dem Erscheinen des letzteren Werkes haben sich die Botaniker mehrfach diesem Gegenstande zugewandt. Dennoch weist unsere Kenntniss der Kleistogamie noch manche Lücke auf.

Die folgende Arbeit bewegt sich in doppelter Richtung. Erstens will sie auf die Anatomie kleistogamer Blüthen näher eingehen und, soweit möglich, chasmogame und kleistogame Blüthen auch in anatomischer Beziehung vergleichen. Zweitens sucht sie Aufklärung über die Pollenschläuche. Insbesondere strebt sie zu ermitteln den Verlauf der Schläuche innerhalb der Anthere, die Art ihres Hervorkommens aus der Anthere und ihren Verlauf ausserhalb derselben. In letzterer Beziehung beschäftigen uns die Fragen: 1. ob die Pollenschläuche sich direct der Narbe zuwenden oder in beliebiger Richtung wachsen; 2. ob, wenn die Pollenschläuche die Aussenwand des Fruchtknotens entlang wachsen, sie befähigt sind, die Fruchtknotenwand zu durchbohren, um auf diesem ungewöhnlichen Wege Zugang zu den Samenanlagen zu finden.

Zunächst sollen uns die kleistogamen Blüthen von Juncus bufonius L., sodann die von Oxalis Acetosella L. beschäftigen.

I. Juncus bufonius L.

Litteratur.

A. Batalin, Die Selbstbestäubung bei Juncus bufonius L. Bot. Ztg. 1871.

P. Ascherson, Ueber die Bestäubung bei Juncus bufonius L. Bot. Ztg. 1871.

Fr. Buchenau, Noch einige Beobachtungen über die Bestäubung von Juncus bufonius L. Bot. Ztg. 1871.

P. Ascherson, Noch einige Beobachtungen über die Bestäubung bei Juncus bufonius L. Bot. Ztg. 1872.

P. Ascherson, Berichtigungen und Zusätze zu den Beobachtungen über die Bestäubung von Juncus bufonius L. Bot. Ztg. 1872.

Fr. Buchenau, Monographia Juncacearum. Bot. Jahrb. A. Engler. 1890.

Fr. Buchenau, Ueber die Bestäubungsverhältnisse bei den Juncaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1892.

---

1) Einige Beobachtungen über dimorphe Blüthen. Bot. Ztg. 1863.

2) The different forms of flowers on plants of the same species. 1877. Chapter VIII.

Die grosse Mehrzahl der von mir beobachteten Blüthen erwies sich als geschlossen bis zu dem Stadium, wo die reifende Frucht die Perigonblätter aus einander drängt. Offene Blüthen waren selten. Die baldige Schliessung der offenen erschwert die Entscheidung, ob eine Blüthe von Juncus bufonius L. chasmogam oder kleistogam ist. Nur dann wird man eine geschlossene Blüthe sicher kleistogam nennen können, wenn man aus den Antheren herausgewachsene Pollenschläuche nachweisen kann.

Die Epidermis der Anthere besteht aus in der Längsrichtung der Anthere stark gestreckten Zellen (Figg. 1 u. 2 Taf. XVI). Nach innen schliessen sich die Epidermiszellen eng an die stark vorgewölbten, queren Faserzellen an, so dass ihre innere Tangentialwand scharfe, quergerichtete Vorsprünge zwischen je zwei benachbarte Faserzellen treibt (Fig. 2). Rechts und links von der Furche zwischen den Pollensäcken jeder Hälfte wölben sich die gegenüberliegenden Epidermiszellen bauchig gegen einander vor und berühren sich in einer Längslinie, um sich nach der Antherenachse hin wieder von einander zu entfernen, so dass hinter der Doppelreihe der vorgewölbten Epidermiszellen ein Längskanal verläuft.

Die fibröse Schicht fehlt der die Antherenhälften halbirenden Wand. Diese besteht nur aus zartwandigen Zellen. Auch in ihrer Fortsetzung nach aussen fehlen die Faserzellen, da jederseits von dieser Längslinie, innerhalb der oben erwähnten Vorwölbung der Epidermis die fibröse Schicht keilförmig endet. Auf dem Querschnitt zeigen jene Grenzzellen der fibrösen Schicht ein hechtschnauzenartiges Ansehen. Die Faserzellen sind fast ausschliesslich in der Querrichtung der Anthere gestreckt. Sie sind meist tiefer als hoch und parallel ihrer Längsaxe vierkantig, ihre obere und untere Wand annähernd parallel, ihre Tangentialwände vorgewölbt (Fig. 2 Taf. XVI). Die Faserzellen sind der überwiegenden Mehrzahl nach „quergestreckte Ringzellen“.[1] Man findet ausser den Ring- auch Spiralzellen. Auch Gabelung der Verdickungsfasern kommt gelegentlich vor.

Der Pollen bildet Tetraden, indem die vier Körner wie die Ecken eines Tetraeders gelagert sind (Fig. 5 Taf. XVI).

Die drei getrennten Placenten des syncarpen Gynaeceums schliessen, einander genähert, einen langgestreckten axilen Raum ein (Fig. 6 Taf. XVI). Drei Längsspalten bilden den Zugang desselben zu den übrigen drei Ovarhöhlen. Oben geht der axile Kanal in den

---

1) Steinbrinck, Grundzüge der Oeffnungsmechanik von Blüthenstaub- und einigen Sporenbehältern. Gent 1896.

dreistrahligen Griffelkanal über. Der Fruchtknoten von Juncus bufonius L. ist nach dem Gesagten genau genommen nicht dreifächerig, sondern nur dreikammerig. Für den Verlauf der Pollenschläuche ist diese Thatsache, wie wir sehen werden, von Wichtigkeit.

Die Placenten tragen in der mittleren Region je vier Reihen von Samenanlagen. Nach oben und unten vermindert sich die Reihenzahl. Die Samenanlagen sind dichlamydeisch, anatrop (Fig. 7 Taf. XVI), aufsteigend. Die einer und derselben Scheidewand zugehörigen Samenanlagen kehren ihre Raphe der Scheidewand ab, ihre Mikropyle derselben zu. Ein centrales Gefässbündel, welches nach den Samenanlagen hin Zweige entsendet, durchzieht das Parenchym der Placenta. Einige Zellen des Parenchyms zeichnen sich durch bedeutende Grösse und starke Tinktionsfähigkeit aus (gegen Haematoxylin). Die Oberflächenzellen der Placenta, soweit sie nicht der vorspringenden Mittelkante der Placenta angehören, sind schmal, niedrig, pflasterartig vorgewölbt, auch durch starke Tinktionsfähigkeit von dem Innengewebe verschieden. Die die vorspringende Mittelkante der Placenta bekleidenden Oberflächenzellen indessen sind langgestreckt. Uebergänge vermitteln beide Formen an ihrer Grenze. Die drei Mittelkanten sind auch im Innern aus solchen langgestreckten Zellen aufgebaut, so dass drei Pfeiler aus solchen Elementen den axilen Raum umschliessen.

Diese drei Pfeiler finden wir besonders deutlich bei der reifenden Frucht wieder, den axilen Kanal umgebend. Die langgestreckten, ihn auskleidenden Zellen sind jetzt dickwandig und dienen augenscheinlich zur Versteifung.

Nach Dalmer[1]) sind zur Leitung und Ernährung der Pollenschläuche auf der Placenta und, wenn die Mikropyle nicht direct der Placenta anliegt, auch auf dem Funiculus schleimbildende papillöse Zellen vorhanden, die plasmareich und in einer homogenen Masse eingebettet sind, indem nämlich insbesondere die Aussenwand dieser Zellen stark verdickt ist. Dieses secernirende Epithel, welches sich z. B. bei Mahonia, wo es Dalmer entdeckte, Verbascum Thapsus u. a. in charakteristischer Weise zeigt, habe ich auf der Placenta von Juncus bufonius nicht gefunden. Eine Verdickung der äusseren Wand, sowie eine Abhebung der Cuticula, wie sie dieses Gewebe kennzeichnet, konnte ich nicht nachweisen.

Das Ovar trägt einen fleischfarbigen Griffel mit drei ebenso gefärbten Narben, die lange, spitze, glashelle Papillen tragen. Der

---

[1]) Ueber die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XIV, 1880.

Griffel ist dreikantig und wird an den Kanten von drei sich bis in die Narben erstreckenden Fibrovasalsträngen, den Fortsetzungen der Stränge der Ovarkanten, durchzogen. Die verwachsenen Carpidenränder bilden auch hier einen Vorsprung und lassen so einen dreistrahligen Griffelkanal, der die unmittelbare Fortsetzung des oben erwähnten centralen Ovarraumes darstellt.

Die drei den Ovarkanten entsprechenden Narben sind spiralig, wie Buchenau treffend sagt, widderhornartig gekrümmt, unterseits convex, oben concav mit einer mittleren Rinne, die beiderseits von den kürzeren und längeren Papillen eingefasst wird. Die am Rande seitlich abstehenden Papillen sind die längsten. Jede Narbenrinne setzt sich in die entsprechende Furche des Griffelkanals fort, der auch seinerseits in seinem obersten Theile papillös ist.

Die Pollenschläuche.

Bei Lupenvergrösserung bietet sich nach vorsichtiger Oeffnung einer hinreichend entwickelten kleistogamen Blüthe von Juncus bufonius folgendes Bild. Die Antheren sind den Narben mit ihren jetzt sehr langen Papillen eng angeschmiegt. Ein dichtes, spinnengewebeartiges Gewirr von Pollenschläuchen ist aus ihnen hervorgewachsen und verbindet sie mit einander und mit den Narben. Was aber besonders auffällt, ist, dass eine grosse Anzahl Schläuche tief nach unten am Ovar hinunterwächst. Die freien Enden der nach unten kriechenden Schläuche erscheinen manchmal angeschwollen.

Deutlicher noch wurde die Vertheilung der Pollenschläuche, insbesondere ihr Hinabkriechen am Ovar auf folgende Weise sichtbar. Blüthen, die in absolutem Alkohol gelegen, wurden in Wasser übertragen. Das Perigon wurde vorsichtig entfernt, die Blüthe ganz kurze Zeit der Einwirkung concentrirter Hämatoxylinlösung ausgesetzt und letztere durch Wasser abgespült. Nun hoben sich bei schwacher Vergrösserung die Schläuche, allein gefärbt, scharf von der Umgebung ab. Durch das lange Liegen in Alkohol gehärtet, war ihre Lage intact. Die Fig. 3 Taf. XVI stellt eine so behandelte Blüthe im Wassertropfen photographirt und gezeichnet dar und ist so ein Document für das Abwärtswachsen der Schläuche am Ovar entlang.

Was sollen nun die Pollenschläuche dort unten fern von den Narben? Wie erfüllen sie ihren Zweck, wie erreichen sie die Eizelle? Es drängt sich die Vermuthung auf, dass sie etwa durch die Fruchtknotenwand zu den Samenanlagen gelangen. A priori ist die Möglichkeit eines solchen Verhaltens nicht von der Hand zu weisen.

Dringen doch auch z. B. die Keimschläuche von Peronospora durch die Epidermis ins Innere der Wirthspflanze.

Eingehende mikroskopische Untersuchung lehrte indess, dass diese Vermuthung keineswegs zutrifft. Alle zu den Samenanlagen gelangenden Pollenschläuche nehmen ihren Weg von Narbe und Griffel her. Es verfehlen eben diese seitlich vom Ovar abwärts wachsenden Pollenschläuche ihren Zweck. Statt hinzustreben nach den Narbenpapillen, entfernen sie sich von ihnen.

Verfolgen wir nun aber die Pollenschläuche von ihrem Ursprunge an. Man kann alle vier Körner einer Tetrade Schläuche treiben sehen. Die aus den einzelnen Pollenkörnern der Tetrade herausgewachsenen Pollenschläuche verlassen die Anthere nicht auf dem kürzesten Wege, sondern verlaufen mannichfaltig, darmartig, innerhalb der Anthere, ehe sie dieselbe verlassen (Fig. 5 Taf. XVI). Der Ort des Durchtritts der Schläuche durch die Antherenwand wurde theils durch Lupenbeobachtung, theils an Mikrotomschnitten unter dem Mikroskop festgestellt. Im ersteren Falle wurden, wie oben angegeben, die Schläuche mit Hämatoxylinlösung gefärbt, nach Isolirung der Anthere die Enden der wirren Schläuche unter dem Simplex abgeschnitten, und nun zeigte sich deutlich, dass jene nie auf der morphologischen Ober- und Unterseite, sondern stets in den zwei seitlichen Furchen zwischen den Pollensäcken jeder Hälfte hervorkommen. Mikrotomschnitte stellten diese Thatsache ausser Zweifel. Man erinnere sich, dass an dieser Stelle keine Faserzellen vorhanden sind. Dieser Umstand gibt vielleicht mit eine Erklärung für die darmartigen Windungen der Schläuche innerhalb der Anthere. Sie vermögen wohl den Panzer der Faserzellen nicht zu durchbrechen und kriechen umher, ehe sie aus der seitlichen Furche entweichen können. Dort ist die Region des geringsten Widerstandes.

Wie gelangen nun die Schläuche ins Freie? Oeffnen sich die Antheren und gestatten so den Schläuchen den Durchtritt — gehen also die Schläuche durch vorher vorhandene Oeffnungen, oder bahnen sich jene selber einen Weg? Dass die zweite Möglichkeit gegeben ist, zeigt das unten geschilderte Verhalten der Schläuche von Oxalis Acetosella. Bei Juncus bufonius ist es mir noch nicht gelungen, diese Frage zu entscheiden.

Die aus den Antheren gekommenen Pollenschläuche gehen bei Weitem nicht alle zu den Narben. Wie schon oben erwähnt, schlagen viele den Weg abwärts ein. Aber nicht bloss nach unten, sondern auch nach oben begeben sich die Pollenschläuche, indem sie, gleichfalls unter Entfernung von den Narben, im Verein mit nach oben gerichteten Narbenpapillen, zu einer schopfartigen Spitze des Geschlechtsapparates auswachsen. Auch seitwärts nach den Nachbarantheren gehen die Pollenschläuche, indem sie dieselben aussen bedecken. Sucht man daher die Antheren von dem Geschlechtsapparat zu lösen, so zeigen sich nicht nur die Narben durch die Schläuche fest mit ihnen verbunden, so dass sie unter Loslösung vom Griffel an den Antheren haften bleiben, sondern die Antheren sind auch mit einander fest verbunden. Die Fig. 4 Taf. XVI stellt zwei zusammenhaftende Antheren der in Fig. 3 Taf. XVI dargestellten Blüthe mit den aus ihnen hervorgekommenen Schläuchen dar. Narbenstümpfe haften den Antheren, durch Schläuche befestigt, oben an. Das gegenseitige Anhaften von Antheren und Narben ist besonders auch nach vollzogener Befruchtung deutlich. Als vertrocknete Kappe sitzen dann Antheren und Narben dem Gipfel des angeschwollenen Ovars auf.

Wir sehen also ein Hinwachsen der Pollenschläuche nach oben, unten und nach der Seite. Von einem ausschliesslichen Hinstreben nach den Narbenpapillen kann hier nicht die Rede sein.

Es steht dies Verhalten der Pollenschläuche bei den kleistogamen Blüthen von Juncus bufonius, nach allen Seiten, auch von der Narbe hinweg zu wachsen (siehe dasselbe unten bei Oxalis Acetosella), im Einklang mit den Versuchen, die auf Pfeffer's Veranlassung von Grabendörffer 1886 mit Pollenschläuchen nicht kleistogamer Blüthen angestellt wurden.[1] Er beobachtete nämlich, dass die Pollenschläuche von der Narbe, die mit einem kürzeren oder längeren Griffelstücke abgeschnitten worden war, in einem dampfgesättigten Raum frei in die Luft hinauswachsen. Ferner wurden nach Bestäubung der Narbe in gewöhnlicher Luft die Pollenkörner ankeimen gelassen, nun der Griffel unterhalb der Narbe durchgeschnitten und der abgetrennte Theil in einen völlig dampfgesättigten Raum gebracht. Die Pollenschläuche wuchsen dann aus der Schnittfläche ohne merkliche Ablenkung in die feuchte Luft hinaus und wurden erheblich lang. Bei den sogleich mit der Aussaat in einen dampfgesättigten Raum gebrachten Objecten dringen entweder keine oder doch nur einige Pollenschläuche in den Griffel ein. Pfeffer zieht daraus den Schluss, dass die Narbe keinen einigermaassen ablenkenden Reiz auf die Pollenschläuche ausübt.

Auch bei unseren kleistogamen Blüthen ist nicht unwahrscheinlich,

---

1) W. Pfeffer, Ueber chemotaktische Bewegungen etc. Anhang. Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen. 1886—1888. S. 656—657.

dass der Innenraum dampfreich ist und so die Schläuche allerseits auswachsen können.

Viele Schläuche gelangen nun auch zu den langen Narbenpapillen. Dies geschieht um so sicherer, als die drei röthlichen Narben sich eng dem oberen Ende der dem Griffel zugeneigten Antheren angelegt haben. Während die nach unten wachsenden Pollenschläuche der Basis der Anthere entspringen, nehmen die zu den Narben gelangenden aus der oberen Antherenpartie ihren Ursprung. Sie kriechen auf den langen Papillen in mannigfacher Weise hin, gerade oder gekrümmt, ja sie spiralig umwindend, oder auch quer über sie hinweggehend. So gelangen die Pollenschläuche in die Narbenrinne, wo man sie, annähernd parallel neben einander kriechend, zahlreich antreffen kann.

Die Schläuche durchziehen nun den dreistrahligen Griffelkanal. Aus jenem kommend, treten sie in reicher Zahl unmittelbar in die centrale Ovarhöhle ein, um diese schliesslich durch eine der drei Spalten zu verlassen.

Die Fülle der in das Ovar gedrungenen Pollenschläuche kann man auf folgende Weise zeigen. Man schneidet unter dem Simplex nach Isolirung des hinreichend entwickelten Gynaeceums (Spiritusmaterial, absoluter Alkohol) den Griffel in seinem unteren Theile ein und kann nun, indem man ihn vom Ovar abzieht, mit Leichtigkeit die Schläuche mit herausziehen (Fig. 8 Taf. XVI).

Ein Theil der Schläuche biegt sich alsbald nach ihrem Eintritt in das Ovar nach aussen zu ihren Samenanlagen. Der grösste Theil aber setzt seinen Weg weiter in der centralen Ovarhöhle fort (Fig. 6 Taf. XVI). Einige wachsen bis tief nach dem untersten Ende der centralen Ovarhöhle, ehe sie zu den Samenanlagen gelangen. Zum Theil gehen sie frei durch den Raum, zum Theil liegen sie den Wänden an.

In eine der drei peripherischen Ovarhöhlen gelangt, gehen nun die Pollenschläuche in der Regel auf den Placenten entlang, entfernen sich aber nicht selten von denselben und sind dann frei im Raume anzutreffen. Schliesslich dringen sie in die Mikropyle ein (Fig. 7 Taf. XVI, wo der Pollenschlauch nicht auf dem Funiculus, sondern direct von der Placenta aus zur Mikropyle hineinwächst).

Blicken wir zurück auf das Verhalten der Pollenschläuche von Juncus bufonius L.:

1. Alle Körner einer Tetrade können Schläuche treiben.
2. Die Pollenschläuche gehen nicht auf dem kürzesten Wege nach aussen, sondern winden sich in der Anthere mannigfach, ehe sie dieselbe verlassen.

3. Sie kommen stets aus den seitlichen Furchen zwischen den benachbarten Pollensäcken hervor.

4. Nach dem Verlassen der Anthere erstreben nicht alle Pollenschläuche die Narbe; viele verfehlen ihren Zweck, indem sie andere Richtungen einschlagen.

5. Die ins Ovar gelangten Pollenschläuche wachsen zumeist in dem centralen, von den Placenten umgebenen Raum abwärts, ehe sie in eine der drei peripherischen Ovarhöhlen und in eine Mikropyle eindringen.

6. Ein Durchdringen der Ovarwand von aussen nach innen seitens der Pollenschläuche findet nicht statt.

II. Oxalis Acetosella L.

Die kleistogamen Blüthen dieser Pflanze entdeckte und beschrieb Michalet.[1]) Betreffs der Antheren sagt er: „Die Antheren der kleinen Stamina erscheinen unfruchtbar oder schlagen gänzlich fehl.[2]) Die fünf fruchtbaren Stamina sind gegen die Narben geneigt und gewissermaassen mit ihnen durch kleine, sehr dünne Fasern verbunden. Diese Fasern haben nichts Analoges mit den Wimpern, die die Antheren gewisser Scrofulariaceen verbinden, sie dürften vielmehr denen gleichen, welche man um die Pistille der Rosen bemerkt. Sie spielen gewiss eine Rolle bei der Befruchtung, aber die Natur ihrer Function ist mir noch dunkel. Ebenso wie bei den Veilchen habe ich vergeblich gesucht, die Beförderung des Pollens von den Antheren auf die Narben zu beobachten. Dieser Pollen ist gleichfalls ein wenig zerfliessend. Die ihn enthaltenden Fächer haben mir verschlossen und intact geschienen, nachdem die Befruchtung schon bewirkt und durch die Vergrösserung der Kapsel bekundet war. . . .“

Es ist von Interesse, dass Michalet die die Antheren mit den Narben verbindenden Fäden wohl beobachtet, aber sie nicht als Pollenschläuche erkennt.

In seiner grundlegenden Arbeit hat dann H. von Mohl[3]) die kleistogamen Blüthen von Oxalis Acetosella genauer beschrieben. Wir wollen nur einige Sätze seiner Arbeit citiren: „Die Pollenkörner fallen aus den Antheren niemals aus, sondern treiben ihre Röhren, so lange sie in denselben eingeschlossen sind. Die letzteren dringen

---

1) Sur la floraison des Viola de la section Nomimium, de l'Oxalis Acetosella et du Linaria spuria. Bull. de la soc. bot. de France. VII. 1860, pag. 465.

2) Ich fand sie oft fruchtbar und nie fehlgeschlagen.

3) Einige Beobachtungen über dimorphe Blüthen. Bot. Ztg. 1863 Nr. 42 u. 43.

zu beiden Seiten der Antheren und aus dem oberen Ende derselben in einem unregelmässigen Gewirre hervor, kriechen zwischen den Antheren und Griffeln umher und grösstentheils an den letzteren in die Höhe, um so zu den kleinen Narben zu gelangen. Durch die Röhren werden die Antheren unter einander und mit den Narben zusammengeheftet. . . .“

Darwin[1]) hat ebenfalls die kleistogamen Blüthen von Oxalis Acetosella untersucht. „In einem Falle sah ich, wie die Schläuche, welche in äusserst feine Spitzen endigten, sich von den unteren Antheren aufwärts zu den Narben hinstreckten, welche sie noch nicht erreicht hatten.“ Ganz allgemein sagt er dann über kleistogame Blüthen in den „Concluding remarks“ des VIII. Kapitels: „Es ist jedoch ein wunderbarer Anblick, wenn man sieht, wie die Schläuche sich in gerader Linie nach der Narbe richten, wenn diese in einer kleinen Entfernung von den Antheren sind.“ Er weist auch auf eine interessante Beobachtung Baillon's bei Helianthemum hin, die ich nach dem Original[2]) citire: „In vielen Blüthen (*von Helianthemum*) bleibt eine sehr grosse Menge Pollen an der Oberfläche der Antherenfächer, welche weit entfaltet sind. Jedes dieser Körner, welche beinahe noch den Platz einnehmen, wo sie sich entwickelt haben, entsendet dann einen langen Schlauch nach der Narbe. Aber dieser Schlauch rückt horizontal in der Luft gegen den Mittelpunkt der Narbe vor, biegt sich dort angekommen und neigt seinen Gipfel abwärts bis zu den Papillen. Dann findet man diese und die offenen Antheren durch ein sehr reiches Netz kleiner weisser Fäden verbunden, welche nichts anderes als Pollenschläuche sind.“

Es scheint demnach zwischen von Mohl und Darwin betreffs des Verlaufes der Pollenschläuche ein Gegensatz zu bestehen. Während Darwin von Schläuchen spricht, welche sich in gerader Linie zur Narbe richten, sagt von Mohl, dass die Pollenschläuche zwischen den Antheren und Griffeln umher und grösstentheils an den letzteren in die Höhe kriechen, um so zu den Narben zu gelangen. In gleicher Weise sagt er über Specularia, dass sich die Pollenschläuche „in unregelmässigem Verlaufe“ verbreiten, spricht auch bei Viola canina von dem geschlängelten Verlaufe der Pollenschläuche, welche „über den oberen Theil des Ovariums und den Rücken und die Seitenfläche des Griffels sich hinziehen". In allen citirten Fällen ist von gerade zum Stigma hinzielenden Pollenschläuchen nicht die Rede. Wohl wird bei Oxalis das Stigma als Ziel der meisten Schläuche genannt, aber ihr Verlauf wird nicht als gerade, sondern als unregelmässig, als ein Hinkriechen geschildert.

---

[1]) The different forms of flowers on plants of the same species. 1877. Chapter VIII.

[2]) Sur l'émission des tubes polliniques des Hélianthemum. Adansonia, Tome II. 1861—62.

Im Folgenden soll der Verlauf der Pollenschläuche verfolgt werden. Vorher geht eine vergleichende Untersuchung der chasmogamen und kleistogamen Blüthen.

Der Kelch der chasmogamen Blüthe zeigt quincunciale Aestivation. Die eiförmigen Kelchblätter sind grün, mitunter rothbraun gefleckt bis fast ganz rothbraun, mit farblosem Saum, oben ausgerandet. Sie sind bewimpert, doch finden sich auch auf der Oberfläche zerstreute Haare, gern in der Nähe des Mittelnerven. Die Wimpern sind nicht immer unmittelbar am Rande, sondern zuweilen daneben auf der Fläche inserirt. Gewöhnlich zeigen die Haare gleich über der Insertion eine scharfe Wendung meist nach oben. Die Gestalt der Haare ist verschieden. Viele sind lang und schmal, bandförmig flach, ihre Membran dick, mit vielen wärzchenartig hervorragenden Verdickungen (Fig. 9 Taf. XVII). Andere hingegen, welche zwischen jenen vertheilt, aber sparsamer vorhanden sind, sind keulenförmig, ohne Hervorragungen der Membran. Während der zweite dieser Haupttypen im Wesentlichen immer das gleiche Bild darbietet, ändert der erste mannigfach ab. Verschiedenartige Biegungen, z. B. sichelförmige, sowie Torsion der Haare kommen vor. Auch wechselt die Gestalt. Zuweilen sind sie gedrungener. Manche sind allmählich, andere plötzlich zugespitzt, andere gerundet. Einige sind sogar keulenförmig verbreitert und nähern sich dem zweiten Typus, unterscheiden sich davon aber ausser durch die Flachheit durch die Wärzchenskulptur der Membran.

Die Kelchblätter der kleistogamen Blüthe sind von denen der chasmogamen ausser durch ihre Kleinheit in Betreff der Wimpern verschieden. Die keulenförmigen Haare (Fig. 10 Taf. XVII) überwiegen hier, die bandförmigen Würzchenhaare erscheinen dagegen sparsamer; insbesondere an der Spitze sind sie anzutreffen.

Die fünfblättrige Blumenkrone der chasmogamen Blüthe ist rechts gedreht. Die Blumenblätter sind weiss, violett geadert, mit gelbem Saftmal am Grunde. Ihre kurzen Nägel sind zuerst nach aussen gerichtet, dann wenden sie sich, allmählich verbreitert, nach oben. Der unterste Theil des Nagels ist etwas abgeschnürt. Rechts und links oberwärts vom Nagel springt am Rande des hier concaven

Petalums eine wulstige Verdickung vor. Je zwei benachbarte, verschiedenen Blumenblättern angehörige Vorsprünge haften an einander. In einer Querregion in der Höhe der Wülste sind viele Zellen der morphologischen Oberseite zu kurzen, an der Spitze gerundeten Zapfen oder kugeligen, einem kurzen Halse aufsitzenden Köpfchen ausgewachsen.

Zahlreiche Stomata finden sich in der morphologisch oberen Epidermis, im basalen Theil des Blumenblattes, wenige in der unteren.

Die zahlreichen, das Petalum durchziehenden Aderstämme sind verzweigt und anastomosiren spitzenwärts mit einander. (Fig. 11 Taf. XVII.)

Was die Nectarsecretion anbelangt, so habe ich besondere, äusserlich sichtbare Honigdrüsen an der Staubfädenbasis nicht gefunden.[1] Die Knötchen, die an der Basis der epipetalen Staubgefässe nach Entfernung der Petala zu sehen sind, sind die Stümpfe der Petala-Nägel. Die Petala-Basen secerniren indessen, denn ich fand in zahlreichen Blüthen in der Achsel der abstehenden Nägel einen Tropfen, der sich mit Fehling'scher Lösung als Glycose enthaltend erwies. Die Uebertragung des Tropfens geschah nach Entfernung der Kelchblätter prompt durch eine Glascapillare.

Die Zellen der oberen wie der unteren Epidermis sind vorgewölbt und längsgestreckt, abgesehen von der Basis des Petalums wellig und gerippt. Die Wellung im Verein mit der Rippung gibt den Epidermiszellen ein zickzackförmiges Aussehen. Die Rippen setzen sich auch auf die Innenwände fort, so dass die Zellen leiterförmig erscheinen.[2] Die Epidermiszellen der Basis sind geradwandig. Eine Ausnahmestellung nehmen auch die Epidermiszellen der oben erwähnten Wülste ein, die isodiametrisch, vorgewölbt sind und zuweilen in eine jener Papillen enden. Dass über den Mestomsträngen die Rippung und Wellung fehlt[3], kann ich hier nicht immer bestätigen. Lücken zwischen den Epidermiszellen fehlen.

Das Mesophyll des weitaus grössten Theils des Petalums ist ein mehrere Zellen mächtiges Schwammparenchym aus meist längsgestreckten Zellen, die durch zahlreiche stumpf kegelige Ausläufer derart in Verbindung stehen, dass sich die zwei Nachbarzellen angehörenden Ausläufer an einander ansetzen und so weite Intercellularen zwischen sich lassen. Gegen die Basis des Petalums hin liegt innerhalb der unteren Epidermis eine Schicht weiter, gleichartiger Zellen, die sich eng aneinander anschliessen. Auch innerhalb der oberen Epidermis liegen dort eine bis mehrere Schichten ähnlicher, weiter, wenn auch minder regelmässig gelagerter Zellen, während das die Mitte des Mesophylls bildende Schwammparenchym von geringer Mächtigkeit ist. Das innere Gewebe der basalen Wülste ist ein dichteres Parenchym.

---

[1] Man vergleiche Eichler, Blüthendiagramme. 1875 und Reiche bei Engler, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1897. (Oxalidaceae.)

[2] Man vergleiche L. Müller, Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter. Nova Acta Car. Leop. Bd. 59, Tafel XVI, Fig. 58.

[3] L. Müller, l. c.

Betrachten wir nun die Blumenkrone der kleistogamen Blüthe. Die kuppelartig geschlossene, ebenfalls rechts gedrehte Blumenkrone löst sich bald von der Insertion und wird immer mehr emporgehoben, bis sie schliesslich als zusammenhängende Kuppel von dem schwellenden Ovar abfällt. Rechts und links von dem kurzen Nagel jedes gewölbten Petalums ist wie bei den chasmogamen Blüthen ein fleischiger, rundlicher Vorsprung, der mit dem benachbarten Vorsprung zusammenhaftet.

Die Petala sind weiss und entbehren der violetten Aderung und des Saftmals durchaus.

Die Aderung ist einfacher als bei den chasmogamen Blüthen, die Verzweigung spärlich, Anastomosen fehlen. (Fig. 12 Taf. XVII.)

Die Papillen, die wir bei den chasmogamen Blüthen auf der morphologischen Oberseite der Petala stets reichlich antrafen, fehlen hier oder sind äusserst sparsam vorhanden.

Zwar schliessen sich im apicalen Theil des Petalums auch hier obere wie untere Epidermiszellen wellig an einander, aber diese welligen Zellen sind relativ kurz. Sie herrschen auch nicht vor wie bei den chasmogamen Blüthen. Während ferner dort die Rippung der Epidermiszellen sehr ausgebildet ist, ist sie hier kaum vorhanden.

Die Ober- und Unterseite zeigen sehr wenig Spaltöffnungen.

Blicken wir zurück, so stellt sich das Petalum als eine in mancher Hinsicht rudimentäre, der kleistogamen Blüthennatur angepasste Form des chasmogamen Petalums dar. Behufs kuppelartiger Schliessung der Blumenkrone ist das Petalum gewölbt. Da die Anlockung der Insekten nicht nöthig ist, ist es klein. Die violetten Adern, die gelben Flecke, die als Saftmale dienten, sind geschwunden. Hand in Hand damit geht eine weitere Reduction. Die Papillen der Oberseite sind geschwunden. Dass die ausgebildete Wellung der Epidermiszellen sich auf den oberen Theil beschränkt und die Rippung kaum ausgebildet ist, hängt wohl damit zusammen, dass die Verdunstung und damit die Gefahr des Collapses gering ist, indem der grösste, basale

Theil der Petala vom Kelche umschlossen ist und sie ausserdem, um einander gedreht, sich gegenseitig schützen. So sind jene Versteifungseinrichtungen zum Schutze gegen Collaps [1]) nicht oder doch nur für den oberen Theil des Petalums nöthig. Dass die Aderung einfacher ist und die Anastomosen fehlen, dass ferner die Zahl der Spaltöffnungen beträchtlich vermindert ist, alle diese Thatsachen dürften gleichfalls als Anpassungen an die gehemmte Verdunstung aufzufassen sein.

Die Staubgefässe der chasmogamen Blüthe.

Die nur an der äussersten Spitze des Filamentes befestigten Antheren der grossen und kleinen Stamina sind in der Knospe introrս und auch zuerst aufrecht. Schon vor dem Aufspringen indessen sind sie durch Drehung um den Insertionspunkt nach aussen umgekippt, die der grossen Stamina stärker als die der kleinen, so dass jetzt ihre Spitze der Blüthenbasis zugekehrt ist. Später erscheinen sie durchaus extrors. Alle Antheren sind an Gipfel und Basis stark eingekerbt.

Die Epidermiszellen der Anthere sind vorgewölbt, streifig cuticularisirt, parenchymatisch. Auf der morphologischen Unterseite aller Antheren liegen Spaltöffnungen im Connectiv. Die episepalen haben 9—14, die epipetalen 6—10. Die Schicht der Faserzellen zeigt bis auf die schmalen Suturen ein lückenloses, dichtes, gleichartiges Maschenwerk von Fasern. Die Faserzellen der Pollensäcke sind quergestreckt, niedrig und überall gleich hoch, vorwiegend mit isolirten U-förmigen Verdickungsfasern. Spiralbänder und Ringfasern kommen vor. Die Faserzellen des Connectivs nehmen eine Ausnahmestellung ein; sie sind, von der Fläche gesehen, annähernd isodiametrisch, ihre Fasern breiter als die der Pollensäcke, auch oft verzweigt und verbunden und erstrecken sich auch stets auf die äussere Tangentialwand der Zellen.

Die kugeligen Pollenkörner sind an der Oberfläche eigenthümlich körnelig und haben meist drei meridional verlaufende unregelmässige Furchen, die sich bei Behandlung der Körner mit Jod und Schwefelsäure als Spalten der Exine erweisen.

In den Pollensäcken chasmogamer und kleistogamer Antheren finden sich ausser den Pollenkörnern zahlreiche gerundete, ein- bis vielporige Platten verschiedener Grösse und Gestalt, die sich wie die Exine der Pollenkörner mit Jod und Schwefelsäure gelbbraun färben.

---

1) Vgl. Hiller, Untersuchungen über die Epidermis der Blumenblätter. Jahrb. f. wiss. Botanik. 1884.

Die Staubgefässe der kleistogamen Blüthe.

Alle Antheren sind introrſ; eine Kippung wie oben angegeben findet nicht statt. Die episepalen sind oben, aber viel schwächer als bei den chasmogamen Blüthen, eingekerbt oder auch mit warziger Spitze versehen. Das Connectiv der kleinen epipetalen Stamina läuft oft in eine warzige Spitze aus, ist aber jedenfalls nicht eingekerbt. Die epipetalen Antheren fehlten nie, wohl aber waren sie nicht selten rudimentär ausgebildet, das Filament dann keulig in die Anthere übergehend; der Faserzellen und Pollenkörner entbehrten sie dann ganz oder nur in einer Antherenhälfte oder in den inneren Pollensäcken. Ich fand auch, dass in der einen Antherenhälfte einige Pollenkörner, aber keine Faserzellen waren. Auch in den episepalen Antheren fehlte zuweilen in einem der inneren Pollensäcke oder in beiden der Pollen.

Betreffs der Anatomie der Antheren kleistogamer Blüthen wollen wir uns zunächst den episepalen Antheren zuwenden.

Die Epidermiszellen sind vorgewölbt, streifig cuticularisirt, parenchymatisch, nur die der Fugen in der Längsrichtung derselben gestreckt. Auch hier liegen im Connectiv wie bei den chasmogamen Blüthen stets einige, aber weniger Spaltöffnungen. Die episepalen Antheren haben 4—9, die epipetalen 2—5.

Ist so dieAntherenepidermis der der chasmogamen Blüthen im allgemeinen entsprechend, so zeigt die Faserschicht der kleistogamen Antheren erhebliche Unterschiede von der der chasmogamen. Fanden wir dort ein lückenloses Maschenwerk von Fasern, so ist hier die Faserschicht mehr oder weniger lückenhaft. Manchen Antheren fehlen die Faserzellen ganz. In anderen ist das Maschennetz der Fasern nur an einigen kleinen Stellen durch Lücken unterbrochen. Zwischen diesen Grenzfällen gibt es nun die verschiedensten Stufen der Reduction. Am wenigsten verkümmert zeigt sich die Faserschicht der morphologischen Unterseite. Wie bei den chasmogamen Blüthen hat das Connectiv jene charakteristischen, annähernd isodiametrischen oder schwach gestreckten Faserzellen mit breiteren, oft verbundenen und verzweigten Fasern. Doch fehlen hier manchmal die Faserzellen in einer Längszone vollkommen oder bilden nur eine schmale Querbrücke zwischen den seitlichen Faserzellen. Die Faserschicht der Pollensäcke ist insbesondere auf der morphologischen Oberseite lückenhaft. Manchmal entbehrt ein grosser, ja der grösste Theil der morphologisch oberen Fläche der Faserzellen. Die Vertheilung der Faserzellen ist in diesen Fällen sehr verschieden.

Der Kleinheit der kleistogamen Antheren entsprechend, sollte man erwarten, dass die Faserzellen niedriger seien als die der chasmogamen; doch sind sie im Gegentheil höher. Ich fand z. B. die Höhe bei chasmogamen 7—9 μ, bei kleistogamen 11—14 μ. Diese Höhendifferenz bedingt eine geringe Dichtigkeit des Maschennetzes.

Was ferner die Richtung der Faserzellen anbelangt, so ist wohl eine Tendenz zur Querstreckung, insbesondere auf der morphologischen Unterseite vorhanden, aber die Regelmässigkeit, die bei den chasmogamen Antheren die Faserschicht auszeichnet, fehlt hier. Die Fasern der einzelnen Zellen sind nicht wie dort von gleicher Länge, sondern nehmen nach den Enden der Faserzellen hin ab. Die Faserzellen sind nämlich nicht gleich hoch, sondern verjüngen sich nach den Enden. Oft sind die Faserzellen von verschiedenster Richtung.

So ist also die Faserschicht im Gegensatz zu der der chasmogamen Blüthe lückenhaft, unregelmässig und die Fasern stellen ein weniger dichtes Maschennetz dar.

Ueber die kümmerliche Ausbildung der epipetalen Antheren wurde bereits oben gesprochen.

Die Sculptur der kleistogamen Pollenkörner ist nicht so grob wie die der chasmogamen. Ist diese geringere Rauhigkeit eine Anpassung an den Umstand, dass der Pollen nicht zum Haften an der Narbe bestimmt ist? Was die Zahl der Pollenkörner anlangt, so wurden gefunden in episepalen Antheren 26, 36, 40, 41, 50, 54, 116, 120, 124, 129, 130, 137, 138, 148, 156; in epipetalen 0, 4, 7, 8, 12, 15, 16, 20, 21, 22, 24, 25, 27, 28, 30. Meine Zahlen stimmen nicht immer mit denen von Mohl's überein, der für das Fach bei den Antheren der grossen Stamina etwa zwei Dutzend, für die kleinen Antheren im ganzen höchstens ein Dutzend angibt. Die kleistogamen Pollenkörner sind erheblich kleiner als die chasmogamen. Ihre Grösse wurde gefunden

in den episepalen Antheren 20—34 μ,
„ „ epipetalen „ 22—28 μ.

Die Zählung und Messung wurde meist an Antheren, die noch nicht Pollenschläuche entsendet hatten, in der Weise vorgenommen, dass die isolirten Antheren in einem Wassertropfen durch schwachen Druck eines aufgelegten Objectträgers geöffnet wurden. Dann quellen die unversehrten Pollenkörner leicht hervor und können bequem gezählt und gemessen werden.

Springen die Antheren der kleistogamen Blüthen beim Trocknen auf? Diese Frage ist zu verneinen. Nach ein-, zwei- oder dreitägigem Liegen an der Luft waren freigelegte Antheren, die gerade im lebhaften Schlauchaustrieb begriffen waren, noch geschlossen. Dieser merkwürdige Unterschied im Verhalten der kleistogamen und chasmogamen Antheren ist wohl durch die oben geschilderte Beschaffenheit der Faserschicht bedingt.

Das Gynäceum der chasmogamen Blüthe.

Es besteht aus fünf Carpiden, die einen fünffächerigen Fruchtknoten bilden und in einer Mittelsäule verbunden erscheinen.[1]) Seitlich hingegen sind die fünf Carpiden von einander getrennt. Sie berühren sich lediglich, lassen auch oft deutliche Lücken zwischen sich. In diesem Sinne ist es für unsere Species zu verstehen, wenn K. Reiche[2]) von den Oxalidaceen sagt: „Fruchtblätter in den Ovartheilen meist völlig verwachsen". Den Grad der Vereinigung der Carpiden und die Beschaffenheit der Mittelsäule in den verschiedenen Regionen des Gynäceums zeigt eine Reihe auf einander folgender Querschnitte. Ein etwa in der mittleren Ovarregion geführter Schnitt (Fig. a pag. 495) zeigt die solide Mittelsäule. Ein durch den oberen Theil des Ovars oberhalb der Samenanlagen geführter Schnitt indessen (Fig. b) zeigt statt des festen centralen Gewebes der Mittelsäule eine fünfstrahlige Höhlung, die mit den fünf peripherischen Höhlen communicirt und mit Papillen ausgefüllt ist. Ueber dieser Höhlung bilden die vereinigten Carpiden wieder ein zusammenhängendes centrales Gewebe (Fig. c), das aber eine ganz kurze Strecke darüber aufhört, indem die Carpiden in die fünf langen, fädigen, oben papillösen Griffel übergehen, die im Innern von einem Griffelkanal durchzogen sind. Letzterer ist der Länge nach durch eine Fuge nach der Axe des Gynäceums hin geöffnet. Die Mittelschicht der äusseren Ovarwände besteht aus relativ grossen, schräg aufwärts nach aussen gestreckten Zellen, die sehr regelmässig palissadenartig gelagert sind,

---

1) Payer hat bei Oxalis violacea die Betheiligung der Achse an der Bildung der Mittelsäule entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen (Traité d'organogénie. 1857, Taf. 11), Goebel bei Oxalis stricta (Schenk's Handbuch 1884). Hofmeister hingegen gibt an, dass bei Oxalideen ein zwischen den Carpiden des syncarpen Fruchtknotens bis zum Scheitel der Blüthenachse herabsteigender axiler Kanal zu erkennen ist. In 3 mm langen Knospen der Oxalis lasiandra Zucc. z. B. reiche er bis zum Niveau des unteren Endes der Fruchtknotenhöhlen und communicire mit diesen oberwärts durch lange, späterhin obliterirende Spalten. (Flora 1864 Nr. 26.) Vergl. auch Eichler, Blüthendiagramme. 1878, pag. 304. Einen axilen Kanal fand ich trotz zahlreicher Mikrotom-Längs- und Querschnitte nicht.

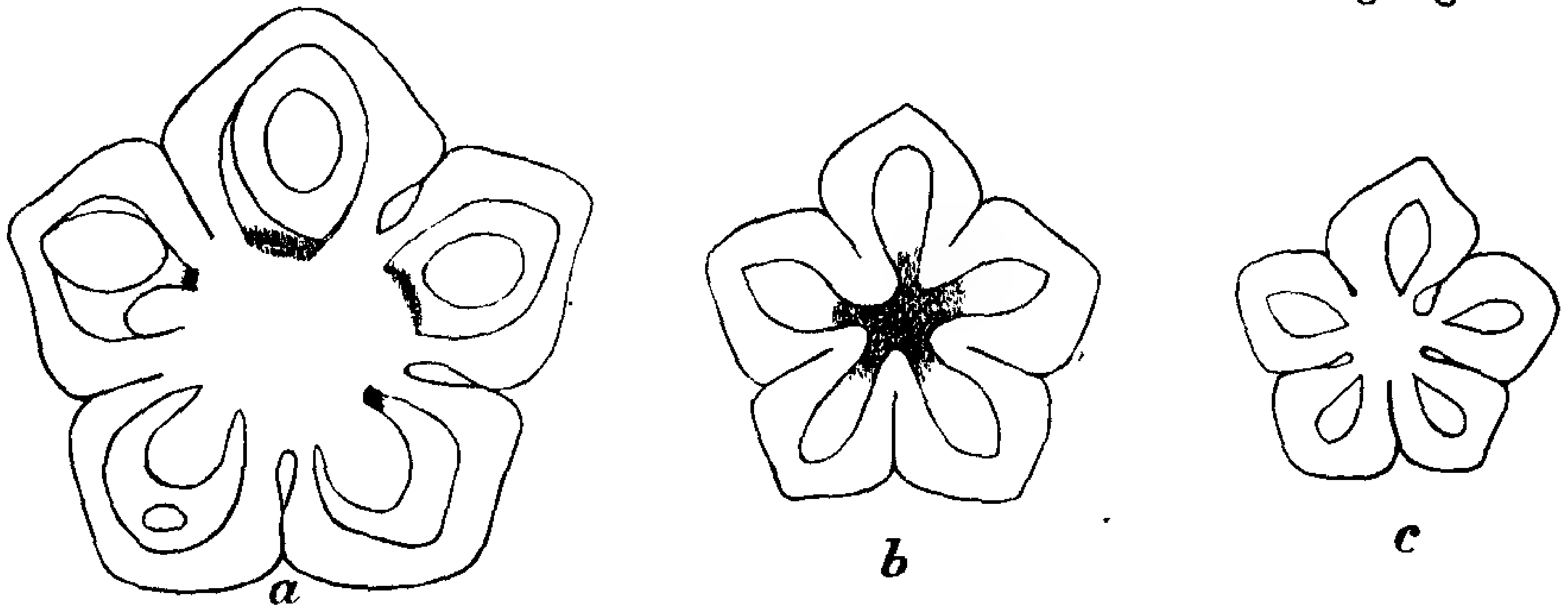
2) Engler, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1897. (Oxalidaceae).

was besonders auf Querschnitten hervortritt. Nach den Seiten des Faches hin schwindet die Einschichtigkeit und Regelmässigkeit der Mittellage.

Die fünf Ovarkanten wachsen später stark, so dass sie äusserlich scharf vorspringen. Jeder Vorsprung besteht aus zwei getrennten Lamellen, aus deren innerer Epidermis spitze Haare in den sie trennenden Zwischenraum treten.

In jedem Ovarfache sitzen zwei anatrope Samenanlagen mit nach oben gewendeter Mikropyle.

In der basalen Region der langen fädigen Griffel entspringen seinen Oberflächenzellen lange, bandförmig platte, zugespitzte, einzellige Haare, welche über ihrer Insertion eine scharfe Biegung aufwärts machen. Die Membran dieser Haare, die an jene Kelchhaare erinnern, hat punktförmige Verdickungen.



Drei Querschnitte durch das Ovar einer chasmogamen Blüthe von Oxalis Acetosella L.
a) In der Ovarmitte; die solide Mittelsäule ist durchschnitten.
b) Weiter oben; in der Mitte ein Hohlraum mit Papillen.
c) Noch weiter oben; in der Mitte wieder zusammenhängendes Gewebe.
Vergr. 37.

Was die lang schlauchförmigen Papillen der Ovarhöhlen anbelangt, so erfüllen solche die fünfstrahlige Höhle über der Mittelsäule, indem sie dem Gipfel derselben und der diesen umgebenden Epidermis der Carpelle entspringen und kleiden den Innenwinkel der Ovarfächer abwärts bis hin zur Insertion der oberen Samenanlagen aus. Auch über der Insertion der unteren Samenanlagen sind sie zu finden, während sie unter dieser fehlen. Ebenso fehlen sie den Griffeln von der Verschmelzung der Carpiden aufwärts an. Die Narbe zeigt wieder lange, schlauchförmige Papillen.

Das Gynäceum der kleistogamen Blüthe.

Der anatomische Bauplan ist der gleiche wie bei der chasmogamen Blüthe. Auch hier ist eine deutliche Mittelsäule, darüber ein fünfstrahliger Hohlraum, der mit Papillen erfüllt ist, — kein axiler, bis zum Scheitel der Blüthenachse reichender Kanal zwischen den Carpiden. Auch die Verwachsung der Carpiden oberhalb des fünfstrahligen Hohlraumes findet sich wie in der chasmogamen Blüthe. Desgleichen sind in jedem Fache in der Regel zwei (zuweilen eine), nie mehr Samenanlagen. Die Vertheilung der schlauchförmigen Papillen im Ovar ist ebenso wie dort.

Das Ovar geht indessen in fünf kurze Griffel über, im ausgesprochenen Gegensatze zu den langfädigen Griffeln der chasmogamen Blüthe. Auch entbehren diese kurzen Griffel der kleistogamen Blüthe der oben erwähnten Haare. Sind ferner die Narbenpapillen der chasmogamen Blüthe lang schlauchförmig, so sind sie hier ganz kurz.

Die Pollenschläuche der kleistogamen Blüthe von Oxalis Acetosella.

Die Fig. 15 Taf. XVII stellt eine kleistogame Blüthe nach Entfernung der Blüthenhülle mit ausgewachsenen Schläuchen dar.

Die oberen fünf Antheren treiben ihre Pollenschläuche früher als die unteren. Der Verlauf der Pollenschläuche innerhalb der Antheren konnte nicht wie oben bei Juncus bufonius verfolgt werden. Doch gelang es, ihren Austritt aus der Anthere wie dort nach Färbung der Schläuche mit Hämatoxylinlösung deutlich zu verfolgen. H. von Mohl findet, dass die Pollenschläuche durch die Suturen der Anthere hinauswachsen. In der That geschieht dies oft, aber nicht immer. Ich fand die morphologische Unterseite der isolirten episepalen Antheren mit Schläuchen spinngewebeartig überzogen. Man konnte nun meinen, dass diese Schläuche nicht der Unterseite der Anthere entstammen, sondern, von den benachbarten Antheren stammend, über jene nur hinkriechen. Suchte ich sie aber mit der Präparirnadel unter dem Simplex zu entfernen, so hafteten sie fest der morphologischen Unterseite an. Dass die Schläuche aus anderen Punkten als aus den Suturen entspringen können, kann man aber noch besser an den Antheren der kleinen, epipetalen Stamina erkennen. Ist doch bei ihnen das Bild der Schläuche wegen der geringen Zahl der Pollenkörner und Schläuche viel weniger verworren als bei den episepalen Antheren. Figg. 13 und 14 Taf. XVII stellen solche epipetale Anthere bezw. von der morphologischen Ober- und Unterseite dar. In Fig. 13 Taf. XVII sehen wir rechts unten zwei Schläuche der Anthere entspringen, die eine etwa aus der Sutur, die andere rechts davon, nicht aus derselben. Dass die Schläuche wirklich dort hervorbrachen, wurde dadurch constatirt, dass bei nachheriger mannigfacher Verrückung mit der Nadel sie sich als nur dort festsitzend erwiesen. Die Fig. 14 Taf. XVII zeigt auf der Unterseite derselben Anthere zwei hervorgewachsene Schläuche. Ihre oberen Endpunkte wurden wie oben als Ursprungsstellen sicher festgestellt.

In zahlreichen Fällen wurde auch unter Anwendung von Immersion bei Antheren, die nur eine beschränkte Zahl von Schläuchen getrieben hatten, nach Aufhellung mit Chloralhydrat deutlich der Verlauf einzelner Schläuche verfolgt. Man sah deutlich, wie die Pollenschläuche sich eine ihrem Querschnitte etwa entsprechende Oeffnung bereitet hatten. Gute Dienste that dabei nach der Aufhellung die Färbung der Schläuche mit Hämatoxylinlösung vom Deckglasrande her.

Endlich wurde auch an Mikrotomschnitten die Thatsache der localisirten Durchdringung festgestellt.

Verfolgen wir nun die Schläuche nach ihrem Austritt aus der Anthere. Die Antheren der längeren Stamina sind den Narben eng angeschmiegt und durch Schläuche mit ihnen und unter einander verbunden. Spinngewebeartig umziehen die Pollenschläuche die Geschlechtsorgane. Sucht man die Antheren mittels der Präparirnadel zu trennen, so reissen die die Antheren verbindenden und auch die bereits ins Gynäceum eingedrungenen Schläuche, so dass man aus den Narben die Schlauchfragmente hervorragen sieht.

Dass die episepalen Antheren durch Pollenschläuche mit den Narben verbunden sind, ist zu verstehen. Wie ist aber die Verbindung der Antheren unter einander zu deuten? Gingen die Schläuche aus den Antheren direkt zu den benachbarten Narben, so wäre ja eine solche seitliche Verknüpfung der Antheren nicht denkbar. Die Schläuche gehen also nicht, wenigstens nicht alle, direct zur Narbe. Sie umkriechen und umschlingen die benachbarten Antheren und bewirken so die enge seitliche Verknüpfung derselben.

Auch nach aussen, nach den Petala hin, ferner nach der Petalakuppel gehen Schläuche. Mikrotomlängsschnitte zeigten, dass sie zuweilen sogar in die Zwischenräume der gedrehten Petala hinein verlaufen. Desgleichen gehen sie nach unten, z. B. nach dem Filament derselben Anthere und nach dem Ovar. So wird der obere Theil des Ovars und der Filamente in die Umspinnung hineingezogen.

Der Verlauf der den epipetalen Antheren entspringenden Schläuche ist klarer und weniger verworren, da sie minder zahlreich sind. Hier müssen sie durch die Luft gehen, denn die Antheren stehen vom Ovar ab. Zuweilen, wie dies Darwin beobachtete, haben sie die gerade Richtung nach den Narben. Indessen ist dies nicht immer der Fall. Die Schläuche gehen vielmehr von den Antheren ebenso oft nach der Seite und nach unten hin, nach dem Ovar und den benachbarten Filamenten.

Die Aussenwand des Fruchtknotens wird auch bei Oxalis von den Schläuchen nie durchbohrt.

Fassen wir unsere Beobachtungen über die Pollenschläuche von Oxalis Acetosella [1]) zusammen:

1. Die episepalen Antheren treiben ihre Schläuche früher als die epipetalen.
2. Nicht immer kommen die Schläuche aus den Suturen, sondern auch aus der Oberfläche der Pollensäcke hervor.
3. Sie entspringen auch der morphologischen Unterseite.
4. Sie bahnen sich selber eine etwa ihrem Querschnitt entsprechende Oeffnung durch die Antherenwand.
5. Die ausgetretenen Schläuche gehen nicht immer zur Narbe, sondern auch nach aussen, nach oben über die Narben hinaus, nach unten, nach der Seite.
6. Ein Durchdringen der Ovarwand seitens der Schläuche findet nicht statt.

Mittelformen.

Darwin hat bereits Mittelformen zwischen kleistogamen und chasmogamen Blüthen von Oxalis Acetosella beschrieben. [2]) „In einer dieser Blüthen“, sagt er, „hatten die Pollenschläuche der unteren Antheren die Narben erreicht, obgleich die Blüthe offen war.“ Auch ich fand Anfang Mai, als die Blüthezeit der chasmogamen Blüthen zu Ende ging und noch keine kleistogamen aufgetreten waren, kleine[3]) Blüten, die weder kleistogam noch auch typisch chasmogam waren. Die violetten Adern und die orangefarbenen Saftmale waren ausgeblasst. Die geschlossenen Antheren, besonders die epipetalen, hatten Pollenschläuche ausgesandt; ein spinngewebeartiges Gewirre von Pollenschläuchen verband die epipetalen Antheren unter einander; auch nach den Petala hin und nach dem Ovar hin zogen sich die Schläuche. Sparsamer kamen solche aus den episepalen Antheren hervor. Aber auch geöffnete Antheren fanden sich, von denen aus Pollenschläuche gingen.

---

[1]) Vergleiche die Zusammenfassung über Juncus bufonius L. (pag. 485 u. 486).

[2]) The different forms of flowers on plants of the same species. London 1877.

[3]) Grösse 7—9 mm.

Herrn Professor Dr. Kny, in dessen Institut ich die obige Arbeit vollendete, und dessen Rath mir zu Theil wurde, erlaube ich mir, meinen herzlichen Dank auszusprechen. Auch Herrn Privatdocent Dr. Kolkwitz bin ich für manche Belehrung zu Dank verpflichtet.

Erklärung der Figuren.

Juncus bufonius L. Fig. 1–8.

Fig. 1. Antherenepidermis, von der Fläche gesehen. Darunter die quergestreckten Faserzellen. Vergr. 400.
Fig. 2. Längsschnitt der Antherenwand. Vergr. 500.
Fig. 3. Kleistogame Blüthe nach Entfernung des Perigons. Schläuche durch Hämatoxylin gefärbt. Vergr. 20.
Fig. 4. Zwei Antheren derselben Blüthe abgetrennt, unter einander und mit Narbentheilen durch Schläuche zusammenhängend. Vergr. 30.
Fig. 5. Längsschnitt einer Anthere mit Pollentetraden und Schläuchen. a) Epidermis, b) Faserschicht, c) Pollentetrade, d) Griffel, e) Ovar. Vergr. 170.
Fig. 6. Querschnitt der Placenten. In dem von diesen umschlossenen centralen Ovarraum zahlreiche Pollenschläuche, fast alle quergeschnitten. Vergr. 400.
Fig. 7. Samenanlage mit in die Mikropyle eindringendem Schlauche; ein zweiter Schlauch strebt von der Placenta her ebenfalls der Mikropyle zu. Vergr. ca. 1000.
Fig. 8. Griffel mit Narben und zwei durch Schläuche daran haftenden Antherenstümpfen, vom Ovar getrennt, wobei das Büschel der Pollenschläuche aus dem Ovar mit heraus gezogen wurde. Vergr. 30.

Oxalis Acetosella L. Fig. 9—15.

Fig. 9. Kelchhaar einer chasmogamen Blüthe. Vergr. 170.
Fig. 10. Kelchrand einer kleistogamen Blüthe mit drei keulenförmigen Haaren Vergr. 500.
Fig. 11. Aderverlauf im oberen Theil des Blumenblatts einer chasmogamen Blüthe. Vergr. 12.
Fig. 12. Aderverlauf im Blumenblatt einer kleistogamen Blüthe. Vergr. 20.
Fig. 13. Epipetale Anthere einer kleistogamen Blüthe (morphologische Oberseite) mit zwei ausgetretenen Schläuchen. Vergr. 30.
Fig. 14. Dieselbe (morphologische Unterseite), ebenfalls mit zwei Pollenschläuchen. Vergr. 30.
Fig. 15. Kleistogame Blüthe, nach Entfernung der Blüthenhülle, mit Pollenschläuchen. Vergr.

Die Figuren wurden von Frl. Magen in Berlin nach meinen Zeichnungen, bezw. Photographien, die Figuren 3, 4, 8, 15 indessen zum Theil nach der Natur angefertigt.

Litteratur.

Wiesner Jul., Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. Versuch einer technischen Rohstofflehre des Pflanzenreiches. Leipzig, Wilhelm Engelmann. 2. Aufl. 1900. Liefrg. 1—3.

Wie auf so vielen anderen Gebieten der angewandten und reinen Naturwissenschaften war das Ende des XVIII. Jahrhunderts auch auf dem der Rohstofflehre schöpferisch. Ja, man kann die wissenschaftliche Rohstofflehre direct von dem Erscheinen der 1793 in Göttingen herausgegebenen „Vorbereitung zur Waarenkunde oder zur Kenntniss der vornehmsten ausländischen Waaren“ von J. Beckmann und von Böhmer's 1794 erschienener „Technische Geschichte der Pflanzen“ datiren. Beckmann's interessantes Werk, das ganz in Vergessenheit gerathen war und ebenso wie das Böhmer's erst durch Wiesner wieder ans Licht gezogen wurde, enthält bereits die Grundzüge einer wissenschaftlichen Waarenkunde. Es fand wenig Nachfolger und die junge Wissenschaft blieb bis weit über die Mitte des XIX. Jahrhunderts in den Anfängen stecken. Zu neuem Leben erweckt hat sie eigentlich erst Wiesner. Die 1867 erschienene „Technische Mikroskopie“, der 1869 die „Technisch verwendeten Gummi und Harze“, 1870 die „Beiträge zur Kenntniss der indischen Faserpflanzen“ und 1872 die „Mikroskopischen Untersuchungen“ folgten, waren Vorarbeiten zu dem gross angelegten, 1873 herausgegebenen Werke „Die Rohstoffe des Pflanzenreiches“, welches die in grobe Empirie versunkene Rohstofflehre auf neue, auf wissenschaftliche Grundlagen stellte. Seit 1873 ist aber gar manches Neue hinzugekommen und es erschien daher wünschenswerth, eine Neubearbeitung in Angriff zu nehmen. Wiesner beschäftigt sich ja jetzt vornehmlich mit anderen, nicht minder interessanten Dingen, hat aber daneben doch nicht ganz waarenkundliche Fragen aus dem Auge verloren. Ich verweise nur auf seine mikroskopischen Untersuchungen der Papiere von El-Faijûm, seine Studien über angebliche Bambusbastpapiere, seine Untersuchung der Agramer Mumienbinden u. a. m. Trotzdem hatten wir von ihm eine Neubearbeitung der „Rohstoffe“ kaum noch erwartet. Es ist dankbar zu begrüssen, dass der Vielbeschäftigte sich auch hierzu Zeit genommen. Er hat allerdings diesmal eine ganze Schaar von Mitarbeitern herangezogen; besonders Chemiker, Pharmakognosten und Botaniker finden wir darunter. Von den auf dem Titel Genannten haben sich an der Bearbeitung der Abschnitte Gummi, Harz, Kautschukgruppe, Opium, Aloe, Indigo, Catechugruppe, Pflanzenfette, die wir in den bis jetzt erschienenen drei Lieferungen (Bogen 1—30) behandelt finden, betheiligt: Prof. Zeisel, der die Chemie der Gummiarten, Prof. Max Bamberger, der die Chemie der Harze, Prof. Mikosch, der die Kautschukgruppe (incl. Guttapercha), die Catechugruppe und die Pflanzenfette Prof. von Vogl, der das Opium und die Aloe, Prof. Molisch, der den Indigo bearbeitete. Immerhin bleibt auch noch für Wiesner selbst ziemlich viel übrig, so die sehr interessante Einleitung (S. 1—48) und bei den Gummi und Harzen der morphologische Theil (die Abschnitte: Physikalische und naturhistorische Charakteristik), den er ja bekanntlich selbst durch eigene Untersuchungen mannigfach bereichert hat, wie z. B. durch Studien über die Oberflächenbeschaffenheit und die mikroskopische Beschaffenheit der Harze, über das Gummiferment, über die Provenienz einiger Harze u. a. m., welcher Theil deshalb hier in durchaus origineller Bearbeitung vorliegt. Beide Abschnitte, sowohl der chemische wie der naturhistorische sind z. B. bei den Abschnitten Gummi und Harz mustergiltig bearbeitet. Besondere Sorgfalt ist auf kritische Verarbeitung der Litteratur bis in die neueste Zeit hinein verwendet. Man wird kaum eine wichtige Arbeit vergeblich suchen. Und, was besonders werthvoll ist, die Citate sind genau. Das Gleiche gilt übrigens auch von den übrigen Abschnitten.

Schwierig ist die Abgrenzung des Gegenstandes. Besonders wird eine Rohstofflehre, wenn sie vollständig sein will, vielfach in das Gebiet der nächstbenachbarten Wissenschaft, der Pharmakognosie, hinübergreifen müssen. Und dies geschieht denn auch bei Wiesner's Rohstoffen. Das Opium, die Asa foetida, der Peru-, Tolu- und Copaivabalsam sind doch eigentlich nur Heilmittel, also Drogen, das Opium kann man bedingt wohl auch noch zu den Genussmitteln rechnen, aber zu den technischen Rohstoffen gehören sie doch wohl kaum. Wenn sie hier trotzdem abgehandelt werden, so dürfte dies vielleicht Manchen befremden. Allein man denkt ja heutzutage weniger engherzig über diesen Punkt wie früher, wo die scharfe Abgrenzung der „Fächer“ eine so grosse Rolle spielte. Ich, für mein Theil, habe nichts gegen eine Erweiterung der Rohstofflehre einzuwenden, wie ich auch für die Pharmakognosie, ehedem die Mutter, jetzt die Schwester der Rohstoffkunde, das Recht in Anspruch nehme, gelegentlich in die technische Waarenkunde überzugreifen, wenn es im Einzelfalle angezeigt erscheint. —

Durch das Zusammenwirken zahlreicher Sachverständiger unter einheitlicher Leitung und nach einheitlichem Plane ist in vorliegendem Werke ein ausserordentlich werthvolles Hilfsmittel zum Studium der Rohstoffe geschaffen worden. Nur selten wird man die gesuchte Belehrung über diesen oder jenen Punkt der technischen Waarenkunde in dem Buche nicht finden. Was bisher auf dem Gebiete sicher gestellt wurde, ist übersichtlich zusammengestellt und kritisch geordnet, das Wesentliche von dem Unwesentlichen geschieden und so eine breite Basis geschaffen, auf der weiter gebaut werden kann. Freilich zeigt auch gerade Wiesner's werthvolles Werk wieder, wie unendlich viel noch zu bearbeiten ist. Die ganze grosse Klasse der Elemis, der Copale und Dammar sind z. B., um nur eines herauszugreifen, in chemischer und botanischer Beziehung noch fast eine terra incognita. Denn das chemische Studium dieser Körper ist erst an einigen wenigen Punkten in Angriff genommen und auch über die Stammpflanze herrscht noch vielfache Unsicherheit. Indem Wiesner und seine Mitarbeiter das bisher Ermittelte klar geordnet zusammenstellten, haben sie das weitere Studium wirksam vorbereitet. Und auch das halte ich für ein grosses Verdienst. Tschirch.

Dr. Alfred Fischer, Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas.

Jena, Verlag von Gustav Fischer. Preis 11 Mk.

Die wichtigsten mikrotechnischen Manipulationen, mit denen die neuere Zellenforschung Aufschlüsse über den feineren Bau der Zellinhaltskörper zu erlangen sucht, sind Fixirung und Färbung. Die Methoden, welche dabei zur Anwendung gelangen, sind grösstentheils empirisch, durch Ausprobiren gefunden worden, ohne dass es in jedem Einzelfalle versucht worden wäre, die Wirkungsweise der zur Fixirung und Färbung verwendeten Reagentien exakt zu prüfen. Es kann deshalb nicht Wunder nehmen, wenn der Verdacht ausgesprochen wird, dass in vielen Fällen Strukturen, welche durch Fixirung und Färbung im mikroskopischen Bilde sichtbar gemacht waren, überhaupt nicht als eine Eigenart des lebenden Zellinhaltes angesehen werden dürfen, sondern Artefacte sind, die eben erst durch die Einwirkung der Reagentien in dem absterbenden Zellkörper hervorgerufen wurden. Auf eine solche Möglichkeit ist zu verschiedenen Zeiten und von verschiedenen Seiten schon früher hingewiesen worden. Fischer selbst hat in mehreren Publikationen seit Jahren diesen Gegenstand berührt. In dem vorliegenden Werke nun legt derselbe das Resultat mehrjähriger sorgfältiger Arbeit über die gebräuchlichen Fixirungs- und Tinktionsmethoden den Histologen vor. Er prüft an verschiedenen Proteinstoffen die Fällungskraft der bekannten Fixirungsflüssigkeiten, er studirt die Fällungsform der Eiweisskörper, er verfolgt die Einzelheiten des Färbevorganges und den Einfluss, den Fixirungsmittel und Beizen auf diesen Vorgang besitzen, wobei er zu dem Resultat gelangt, dass die Färbung ein rein physikalischer Process sei.

Auf der so geschaffenen Grundlage discutirt dann Fischer im dritten Theil seines Werkes die Theorien, welche über den feineren Bau des Plasmas aufgestellt worden sind. Da es ihm gelang, in Eiweisslösungen, welche in leere Hollundermarkzellen eingefüllt worden waren, durch Fixirung und Färbung strahlige Strukturen sichtbar zu machen, welche mit den Strahlungen in karyokinetischen Figuren eine gewisse Aehnlichkeit besitzen, so weist er darauf hin, dass auch die letzteren Kunstprodukte sein können. Die von einem unfärbbaren Hof umgebenen Centrosomen können nach seiner Ansicht irgendwelche geformte Zellinhaltskörper, etwa die aus dem Kern ausgestossenen Nucleolen sein, an welchen infolge der Behandlung eine Spiegelfärbung eingetreten ist. Die Strukturbilder, welche als Stütze für einen monomorphen Bau des Plasmas, z. B. für Bütschli's Wabentheorie etc. herangezogen worden sind, erklärt er aus Fällungsformen der Proteine zu Gunsten der Polymorphie des Protoplasmas.

Diese wenigen Angaben aus dem reichen Inhalt des Werkes werden zeigen. wie tief einschneidend Fischer's Arbeit die moderne Auffassung vom Bau des lebenden Zellinhaltes berührt. Jedenfalls bedürfen die Grundlagen der Zellenlehre, soweit sie mit Hilfe der Fixirungs- und Färbungsmethoden gewonnen worden sind, einer eingehenden Revision, bei welcher auf die Beobachtungsthatsachen, welche von Fischer angeführt worden sind, gebührende Rücksicht genommen werden muss. Die Anregung zu einer solchen Revision gegeben zu haben, welche in der einen oder anderen Weise zur Sicherung des Bestandes unseres Wissens von der Zelle führen muss, bleibt auf jeden Fall eine verdienstliche That, auch dann, wenn sich zeigen sollte, dass Fischer in seinem Skepticismus gegen andere Beobachter viel zu weit gegangen ist. Zu viel Kritik schadet der Wissenschaft sicherlich weniger als das Gegentheil. K. Giesenhagen.

Eingegangene Litteratur.

Atsushi Yasuda, Studien über die Anpassungsfähigkeit einiger Infusorien an concentrirte Lösungen. Abdr. a. d. Journ. Coll. Sc Imp. Univ. Tokyo, Vol. XIII, 1. Tokyo 1900.

Atti dell'istituto botanico dell'università di Pavia, ridatti da Giovanni Briosi. II serie Volume sesto. Milano 1900.

Brand F., Die Formenkreise von Gloeocapsa alpina Näg. S.-A. aus Bot. Ctrbl. Bd. 83. 1900.

Bulletin de l'institut botanique de Buitenzorg Nr. IV.

Burchard O., Moosstudien in Schottland. S.-A. aus Hedwigia Bd. 39.

Celakovsky L. J., Ueber den phylogenetischen Entwickelungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone. II. S.-A. aus Sitz.-Ber. der k. böhm. Ges. der Wiss. in Prag. 1900.

Copeland E. B., Studies on the geotropism of stems. Repr. fr. Botanical gazette. Vol. XXIX. 1900.

— — Physiological notes. Ibid.

Dangeard P. A., La reproduction sexuelle des champignons, Etude critique. S.-A. aus Le botaniste, 7 sér. 1900.

Davis B. M., The fertilization of Albugo candida. Repr. from the Botanical gazette Vol. XXIX. 1900.

Dawson Maria, Further observations on the nature and functions of the nodules of leguminous plans. S.-A. aus Philosoph. transactions of royal society of London, Series B. Vol. 193. 1900.

— — On the biology of Poronia punctata. S.-A. aus Annals of botany Vol. XIV. June 1900.

Ebermayer E., Einfluss der Wälder auf die Bodenfeuchtigkeit, auf das Sickerwasser, auf das Grundwasser und auf die Ergiebigkeit der Quellen. Stuttgart, Verl. von F. Enke. 1900.

Errera L., Esais de philosophie botanique II. A propos de génération spontanée. Extr. de la revue de l'université de Bruxelles. T. V. 1900.

— — Remarques sur la toxicité moléculaire de quelques alcools. A propos des recherches de M. le Dr. Vandevelde. Extr. du bulletin publié par la soc. royale de sc. médic. et nat. de Bruxelles. 1900.

Fitting H., Bau und Entwickelungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes und Selaginella, und ihre Bedeutung für die Kenntniss des Wachsthums pflanzlicher Zellmembranen. Mit 2 Tafeln. S.-A. aus Bot. Ztg. 1900 Heft VII/IX.

Fonk Leop., S. J., Streifzüge durch die biblische Flora. Freiburg i. B. Herder'sche Verlagsbuchhandlung. Preis Mk. 4.—.

Gallardo A., Observaciones morfologicas y estádistices sobre algunas anomalias de Digitalis purpurea L. Annales del museo nacional de Buenos Aires Tomo VII. 1900.

Golenkin M., Algologische Mittheilungen (Ueber die Befruchtung bei Sphaeroplea annulina und über die Struktur der Zellkerne bei einigen grünen Algen). Mit 1 Tafel. Moskau 1900.

Hallier H., Das proliferirende persönliche und das sachliche konservative Prioritätsprinzip in der botanischen Nomenklatur. Aus d. Jahrbuch der Hamburgischen wiss. Anstalten XVII, 1899, 3. Beiheft, Arb. d. bot. Museums 1900.

Hartig R., Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten. 3. Aufl. Geb. Preis Mk. 10 —. Berlin, Verlag von J. Springer.

Heinricher E., Ueber die Art des Vorkommens von Eiweisskrystallen bei Lathraea und die Verbreitung derselben in ihren Organen und deren Geweben. S.-A. aus Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXV Heft 1.

Hertwig R., Mit welchem Rechte unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? S.-A. aus Sitz.-Ber. der Ges. für Morph. und Physiol. in München. 1899. Heft II.

Karsten G., Die Auxosporenbildung der Diatomeen. S.-A. aus Biol. Centralbl. Bd. XX. 1900.

Klebs G., Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. III. Allgemeine Betrachtungen. S.-A. aus Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXV Heft 1.

Koch L., Die mikroskopische Analyse der Drogenpulver. Ein Atlas für Apotheker, Drogisten und Studirende der Pharmacie. 1. Bd. Die Rinden und Hölzer. 2. Lfrg. Preis Mk. 3,50. Leizig, Verlag von Gebr. Bornträger. 1900.

MacDougal, The New York botanical garden. Science, 15. Juni 1900.

Mededeelingen uit 'slands plantentuin XXXVII. De Nematoden der Koffieworsels II. De Kanker (Rostrellaziekte) van Coffea arabica door Prof. Dr. Zimmermann. Batavia 1900.

— — do. XXXVIII. Tweede verslag omtrent de proeftuinen en andere mededeelingen over Koffia door Dr. J. G. Kramers. Batavia 1900.

— — do. XXXIX. Caoutchoucen Geta-Pertja in Nederlandsch-Indiö door Dr. P. van Romburgh. Batavia 1900.

Moll J. W., Einige Verbesserungen am Mikrotom Reinhold-Giltay. S.-A. aus Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie Bd. XV.

— — Een toestel om planten voor het herbarium te drogen. S.-A. aus Botanisch Jaarboek VII freers.

Nathanson A., Physiolog. Untersuchungen über amitotische Kerntheilung. S.-A. aus Jahrb. f. wiss. Bot. XXXV. Heft 1.

— — Ueber Parthenogenesis bei Marsilia und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. S.-A. aus Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XVIII Heft 2.

Nawaschin S., Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dikotylen. S.-A. aus Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XVIII. 1900.

Nestler A., Die hautreizende Wirkung der Primula obconica Hance und Pr. sinensis Lindl. S.-A. aus Ber. d. D. bot Ges. Jahrg. 1900 Bd. XVIII.

Noll F., Ueber den bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung von Seitenwurzeln. S.-A. aus Landw. Jahrb. 1900.

Ono N., Ueber Wachsthumsbeschleunigung einiger Algen und Pilze durch chemische Reize Abdr. aus d. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo Vol. XIII part I. Tokyo 1900.

Pollacci Gino, Il biossido di zolfo come mezzo conservatore di organi vegetali. S.-A. aus Atti dell'istituto botanico dell'università di Pavia. Nuova ser. Vol. VI.

Raciborski, Parasitische Algen und Pilze Javas. III. Theil. Batavia 1900.

Rosen F., Ferd. Cohn. S.-A. aus Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XVII.

Schütt F., Die Erklärung des centrifugalen Dickenwachsthums der Membranen. S.-A. aus der Bot. Ztg. 1900, Nr. 16—17.

— — Zur Porenfrage bei den Diatomeen. S.-A. aus Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XVIII. 1900.

Tammes Tine, Ueber den Einfluss der Sonnenstrahlen auf die Keimungsfähigkeit von Samen. S.-A. aus Landw. Jahrb. 1900.

Thaxter R., Preliminary diagnoses of new species of Laboulbeniaceae I, II. Proceedings of the American acad. of arts and science Vol. XXXV.

— — On the structure and reproduction of Camspopogon. Bot. Gazette Vol. XXIX. 1900.

Vidal L., Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur de Gamopétales. Thèses présentés à la fac. des sciences de Paris pour obtenir le grade de docteur ès scienc. naturelles. Grenoble 1900.

Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs. 2. A. 4. u. 5. Lieferung. Leipzig, Wilh. Engelmann. 1900.

Wille N., Algologische Notizen I—IV. Separatafdryk af „Nyt Magazin for Nadurvidenskb. B. 38 H. 1. Kristiania 1900.

Woods A. P., Stigmatose a disease of carnations and other Pinks. U. S. Deptmt. of agriculture Div. veget., physiol. and pathol. Bull. Nr. 19. Washington 1900.

Wünsche, Die verbreitetsten Pflanzen Deutschlands. Ein Uebungsbuch für den naturwiss. Unterricht. 3. Aufl. Leipzig u. Berlin, Verlag von B. G. Teubner 1900.

Zehnder L., Die Entstehung des Lebens aus mechanischen Grundlagen entwickelt. II. Theil. Zellenstaaten. Pflanzen u. Thiere. Tübingen, Freiburg i. B. u. Leipzig,. Verlag von J. C. Mohr. Preis Mk. 6.—.

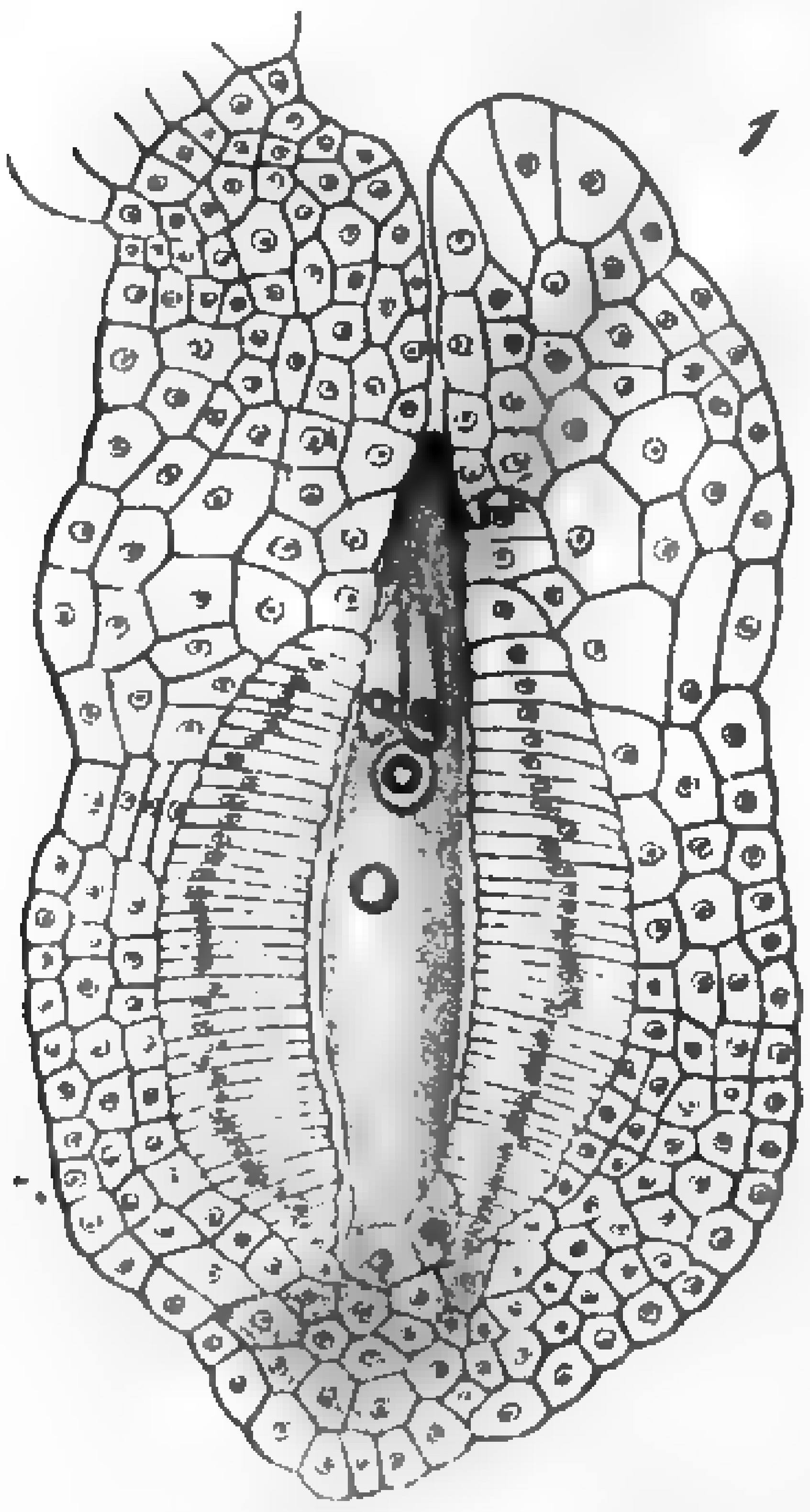
Zimmermann A., De Stand der Aaltjes en andere koffeeziekten en de Vorderingen der Wetenschap op dat Gebied sedert het laatste Jaar. (o. O. u. J.)

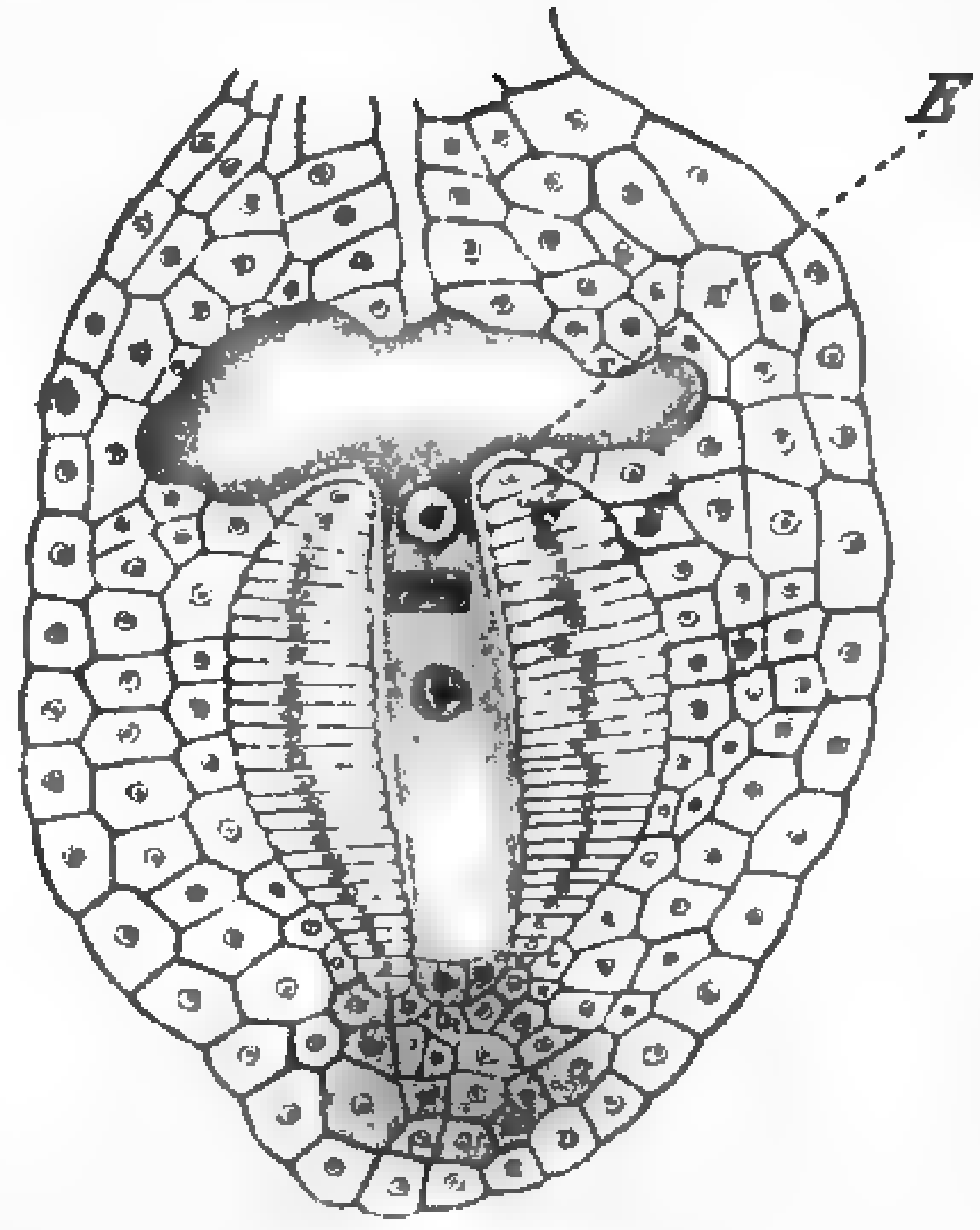
— — Eenige proeven en waarnemingen over aaltjes. Overgedrukt uit Teysmannia, deel XI. 1900.

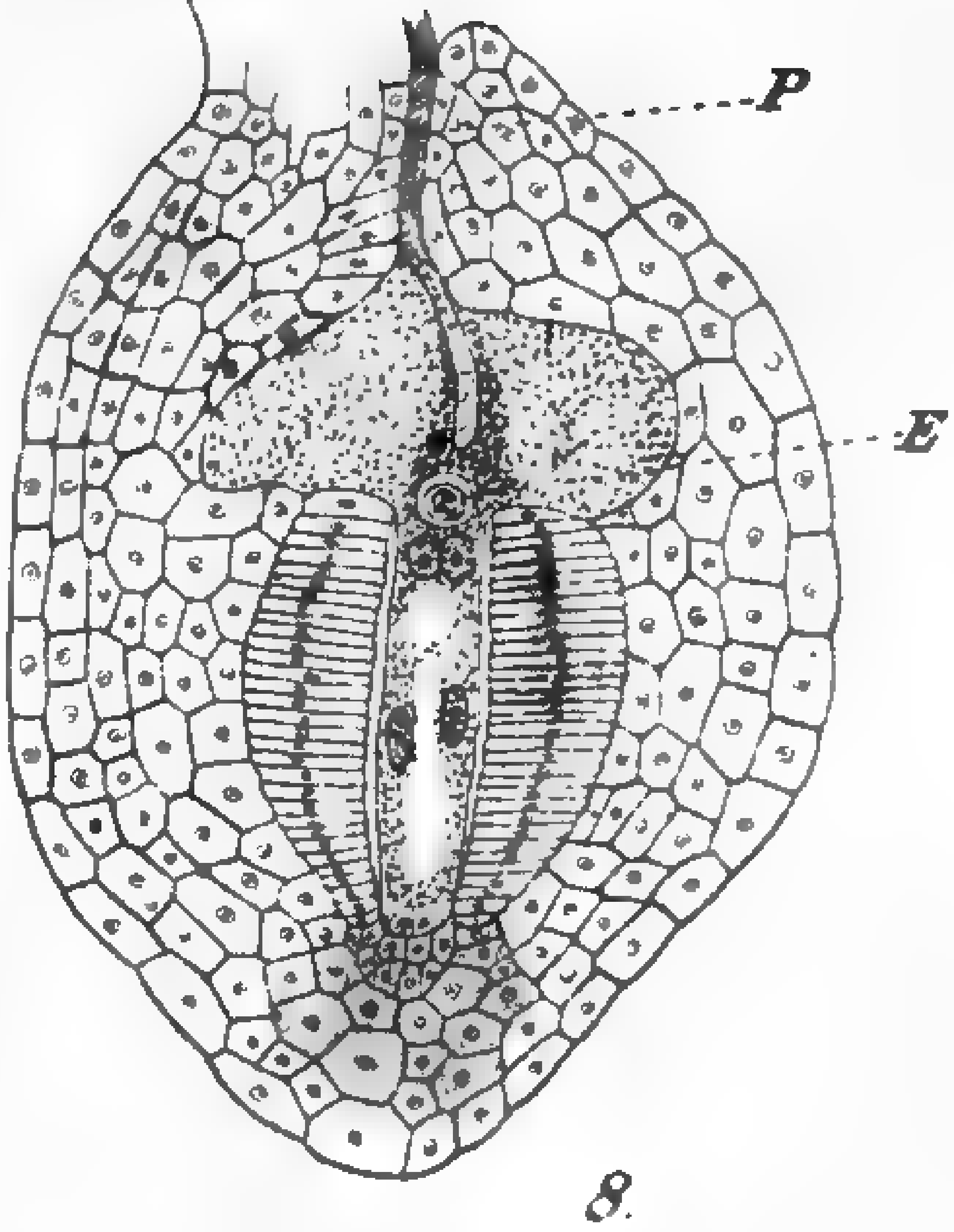
— — Plaatselig onderzoek naar de in de Lampongsche districten voorkomende peperziekten. Ibid.

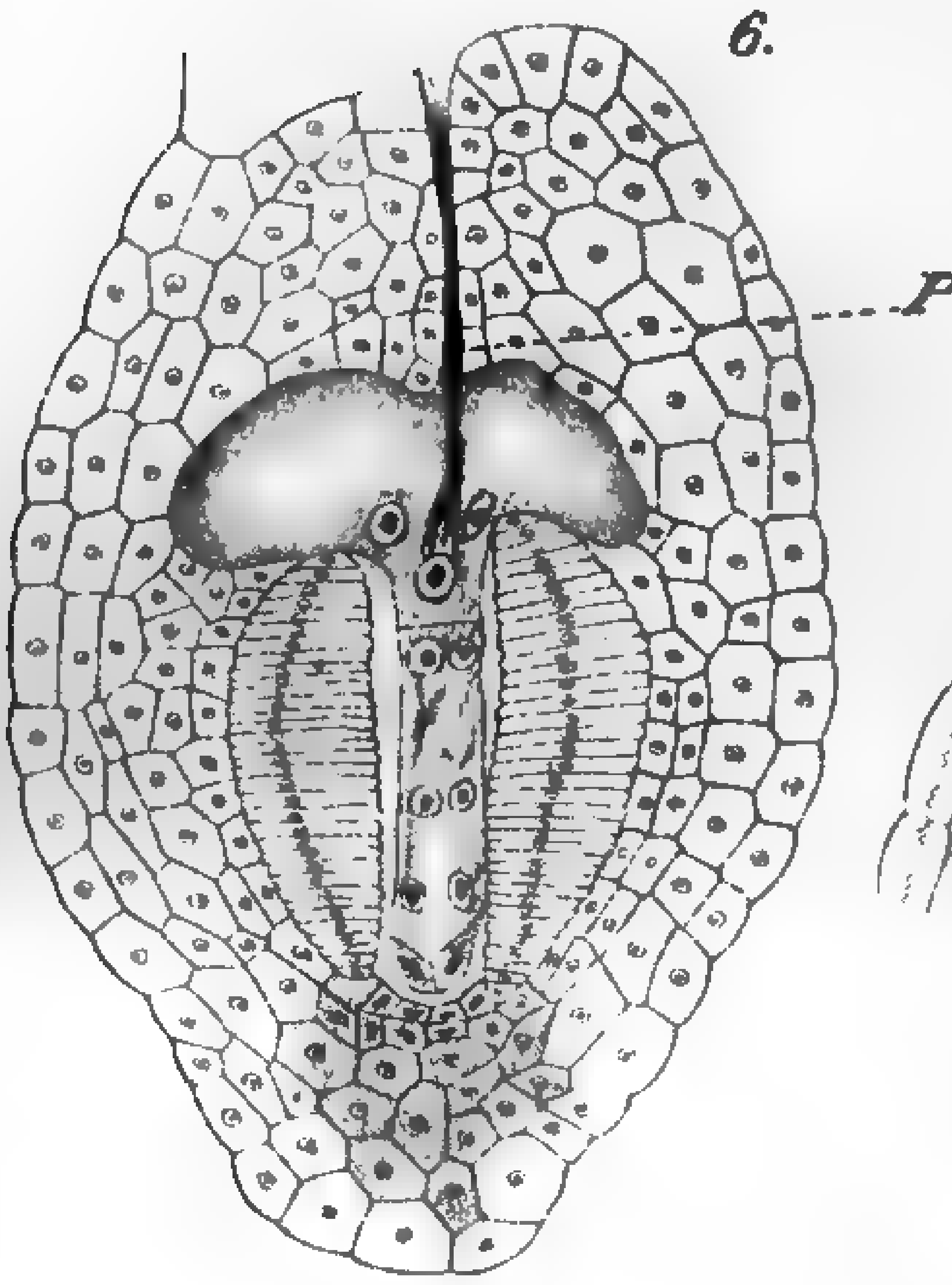
— — Die Nematodenkrankheiten der Kaffeepflanzen auf Java. S.-A. aus Bulletin de l'institut bot. de Buitenzorg. Nr. IV. 1900.

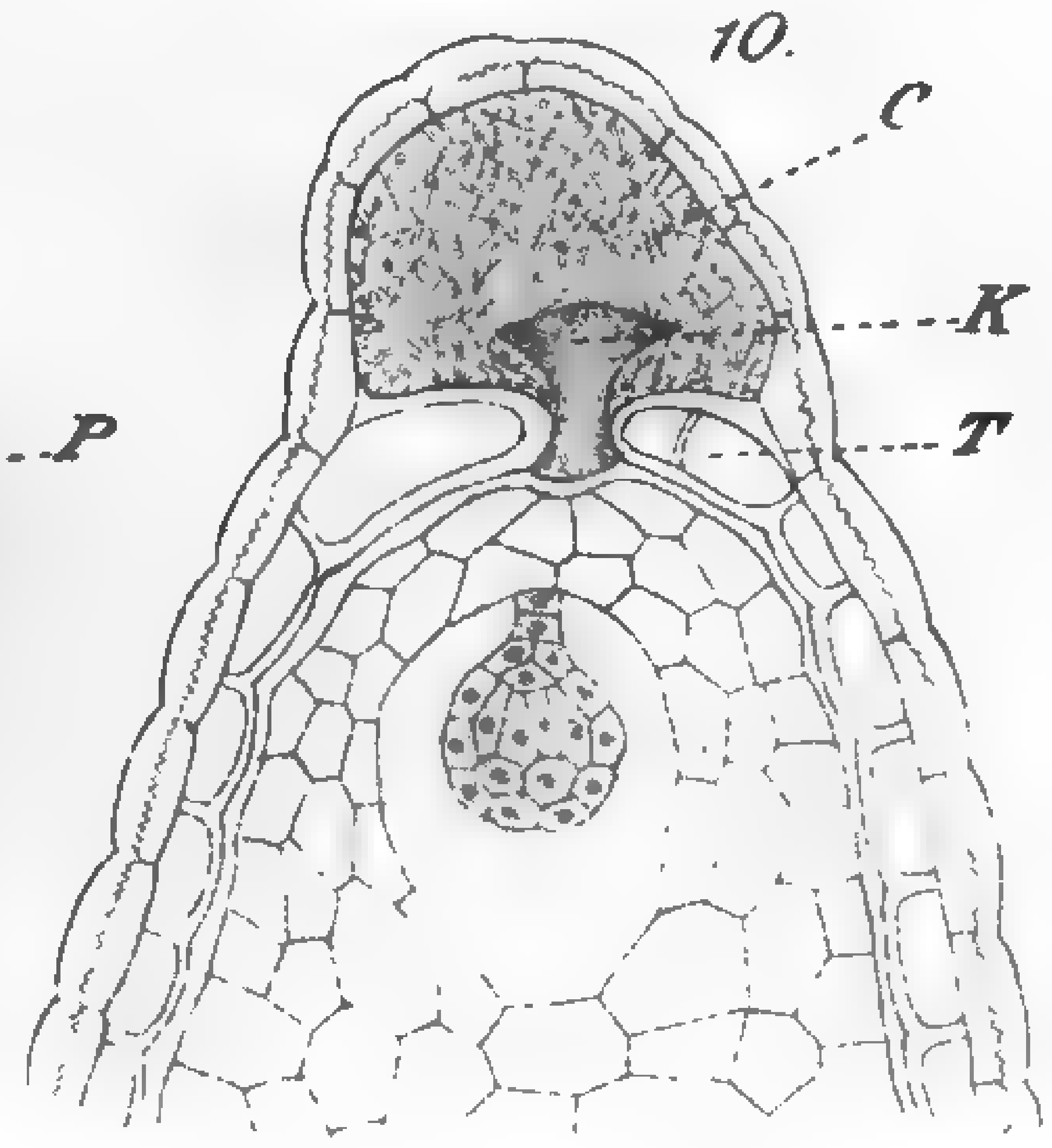
— — Die Bekämpfung der thierischen Schädlinge der Culturpflanzen durch ihre natürlichen Feinde. A. aus d. Centralbl. f. Bacteriologie etc. II. Abth. V. Bd. 1899. Nr. 33.

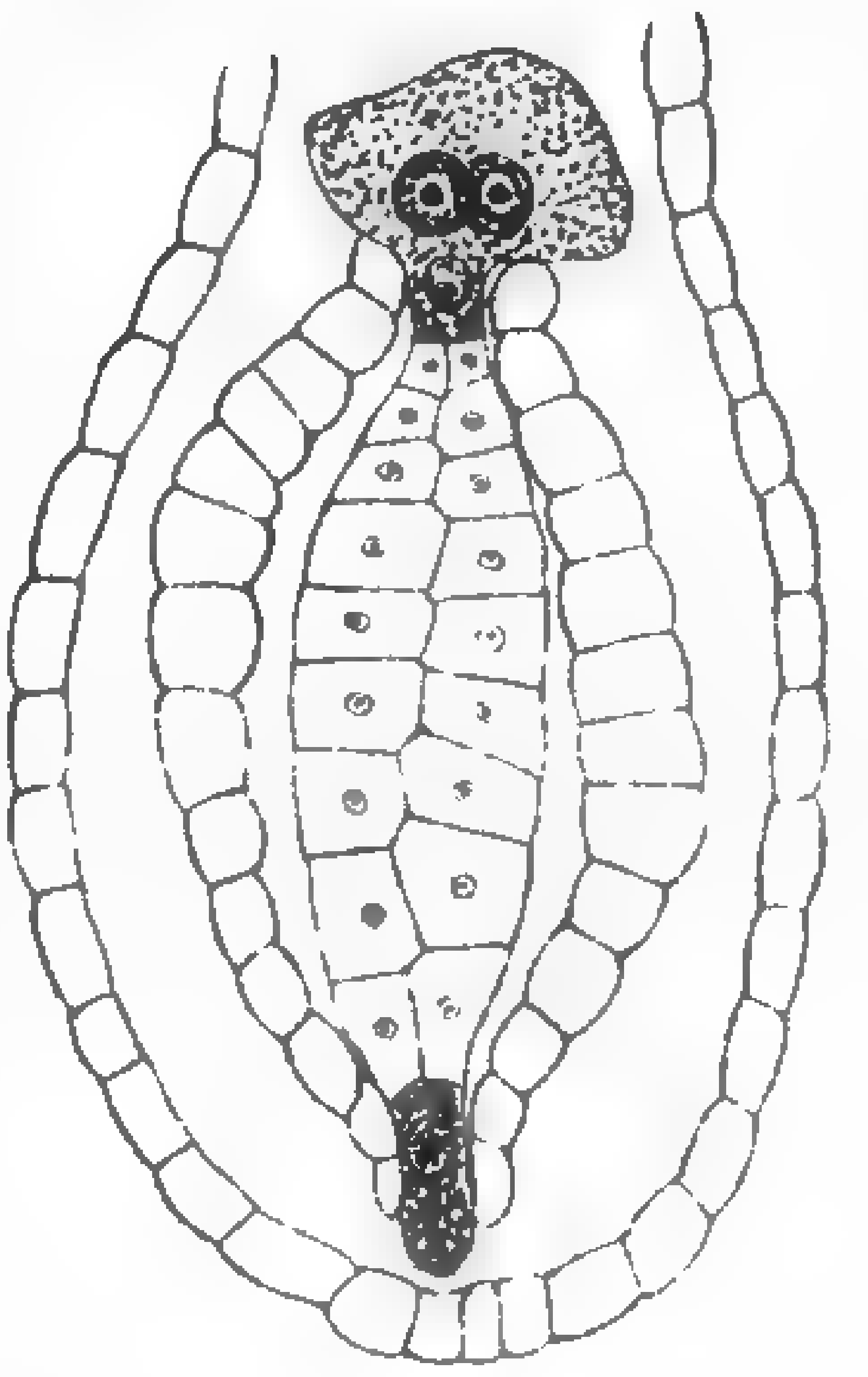
1


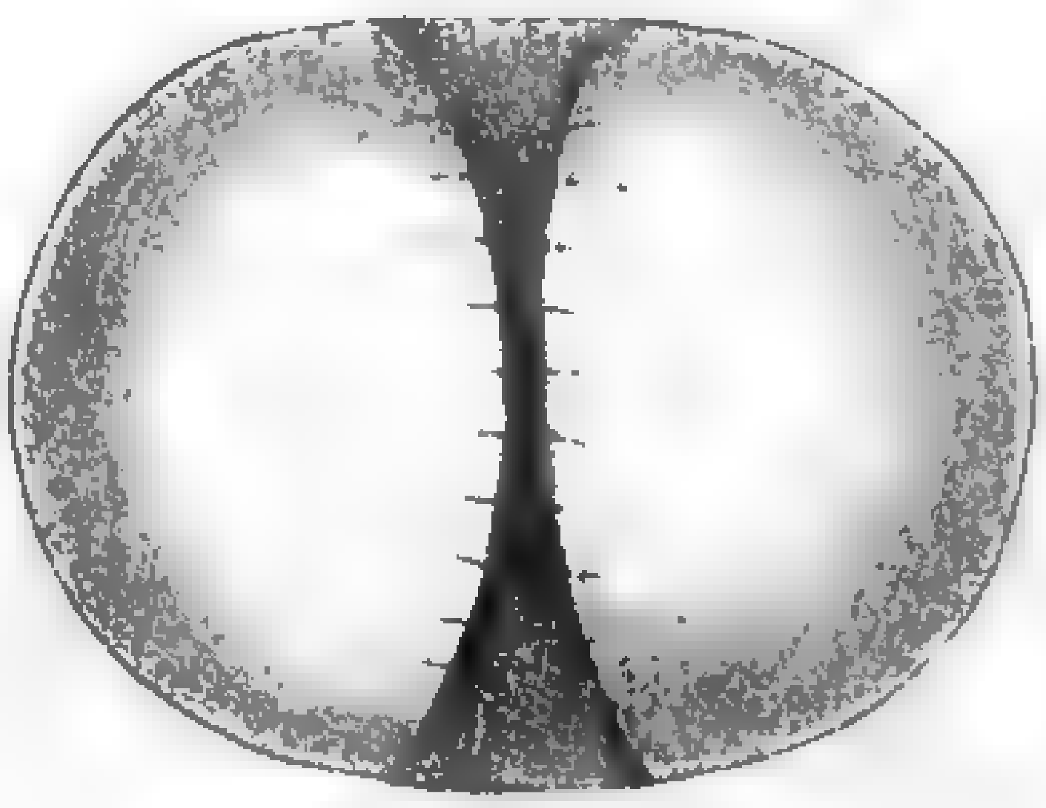
3


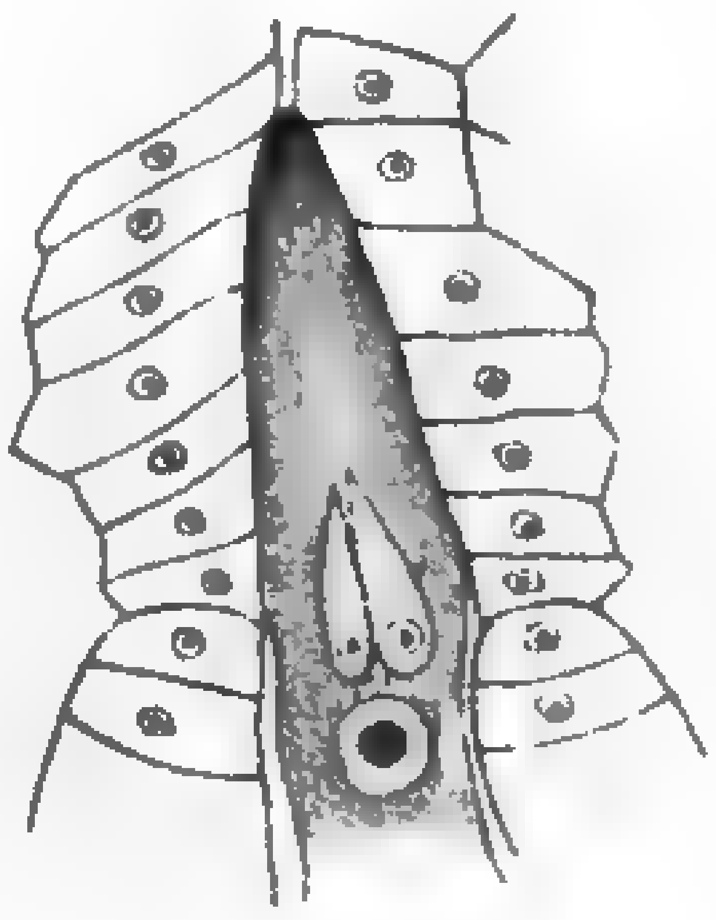
4


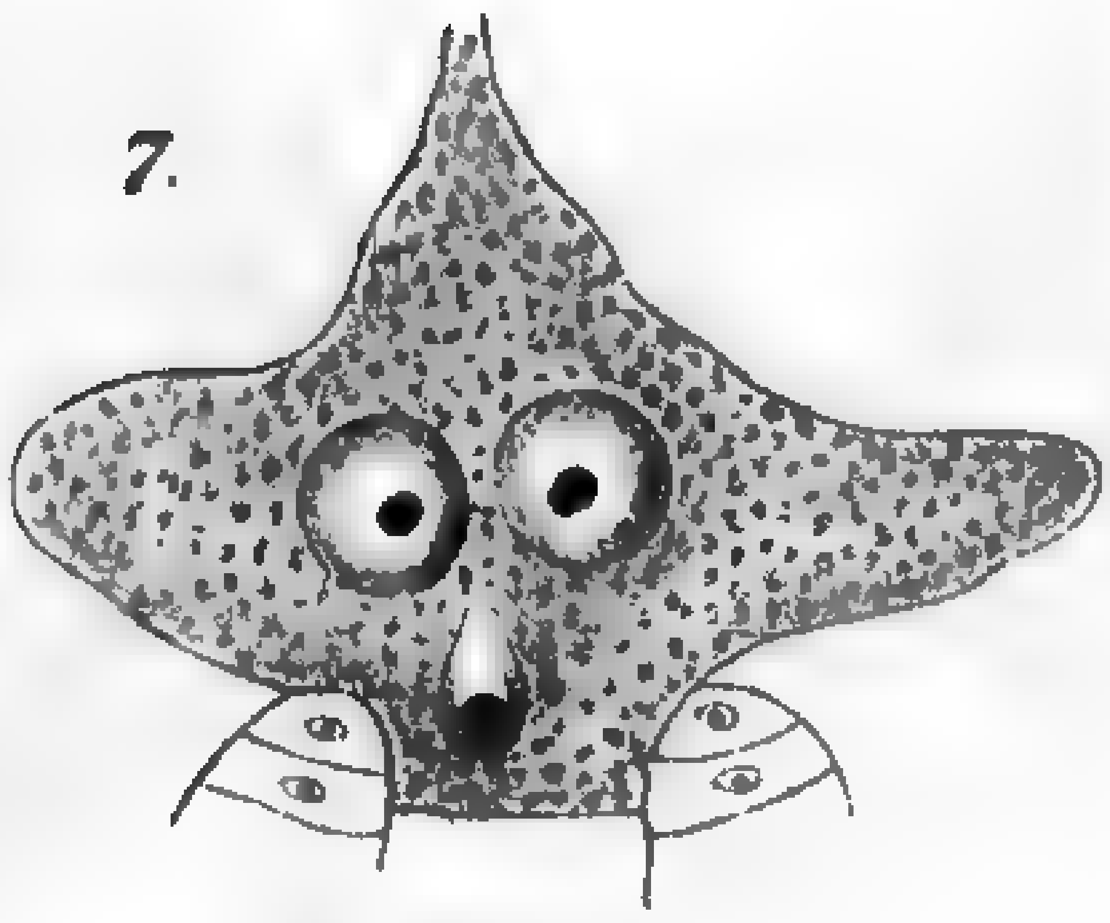
6.


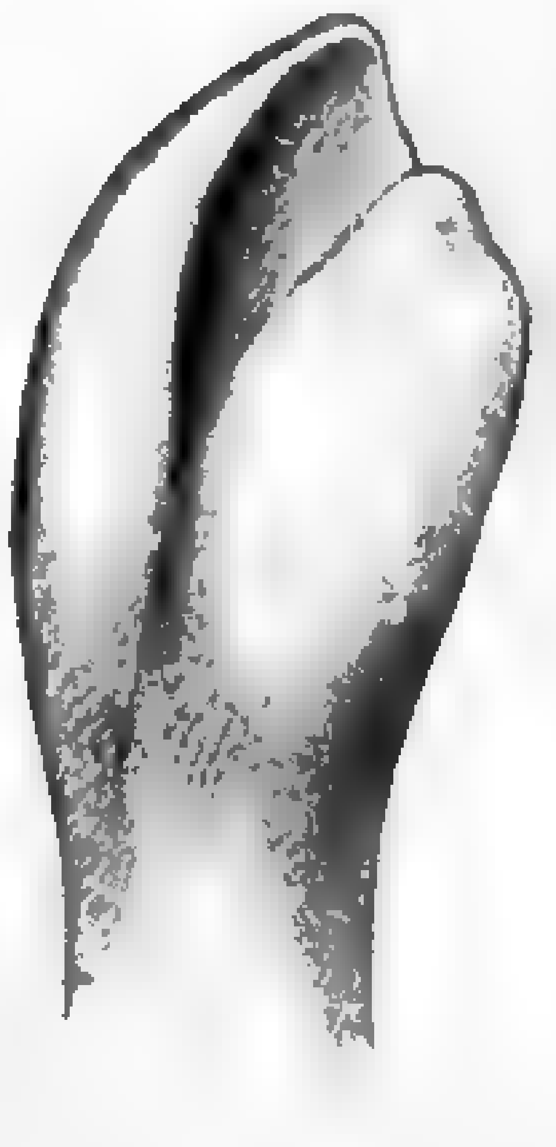
10.


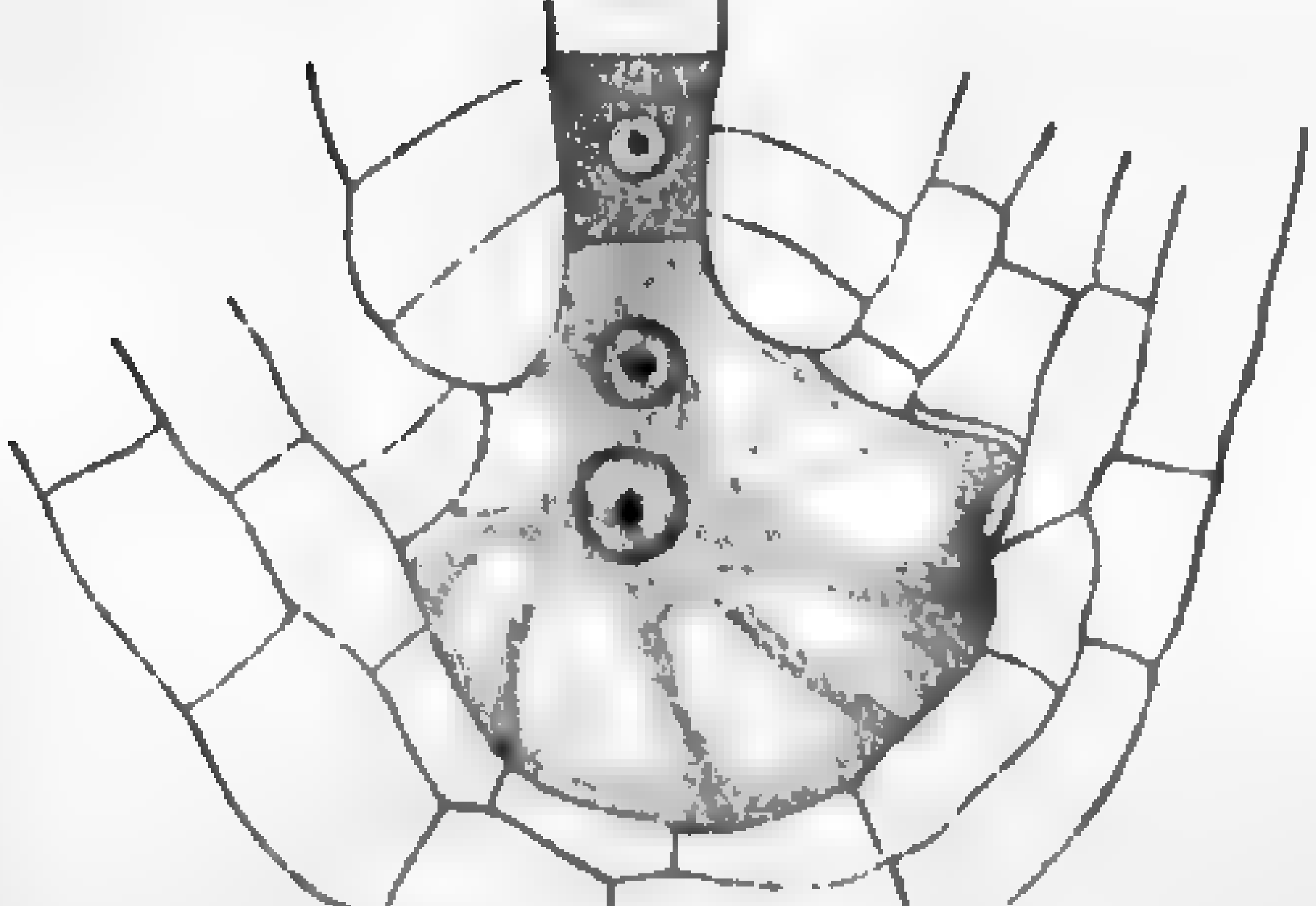
8.


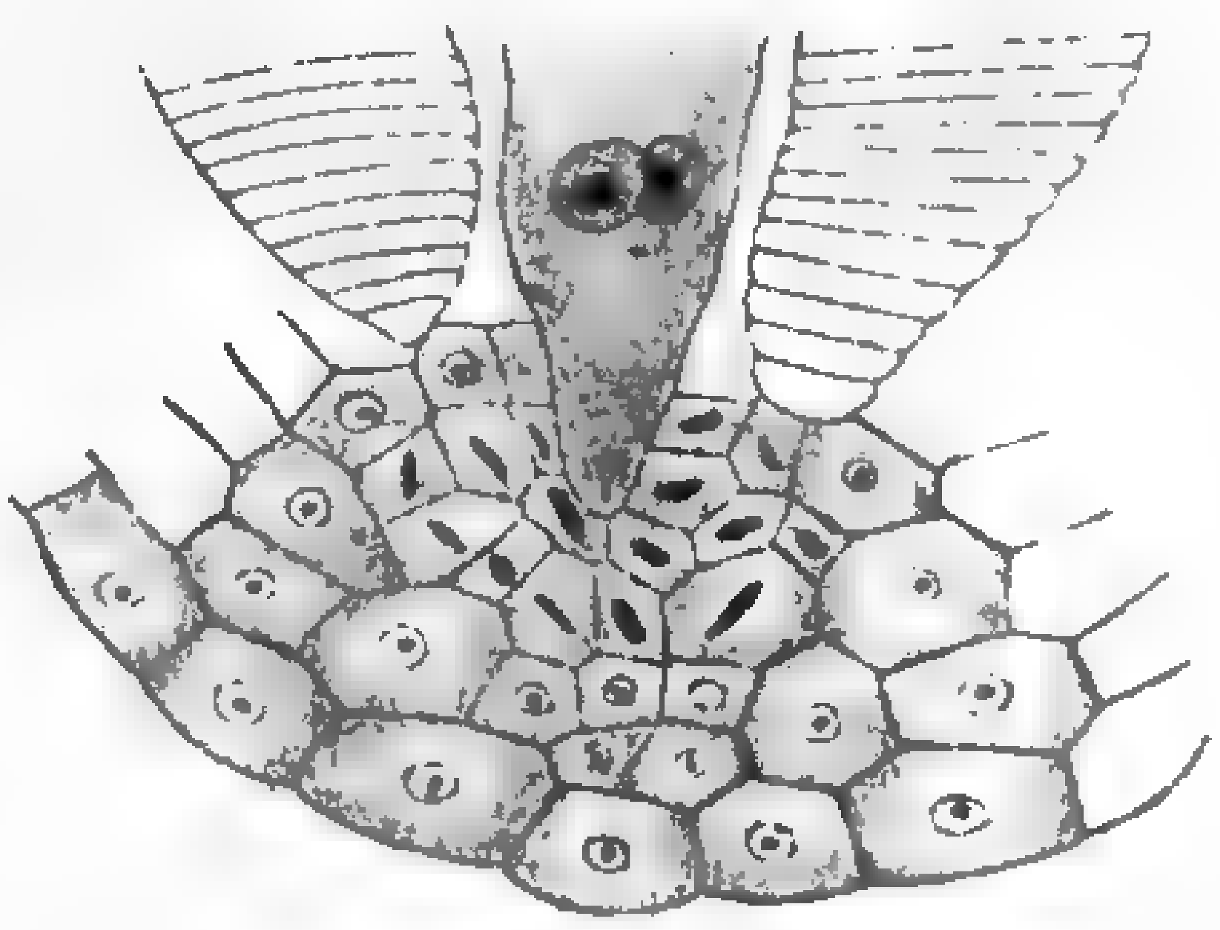
11.


2


7.


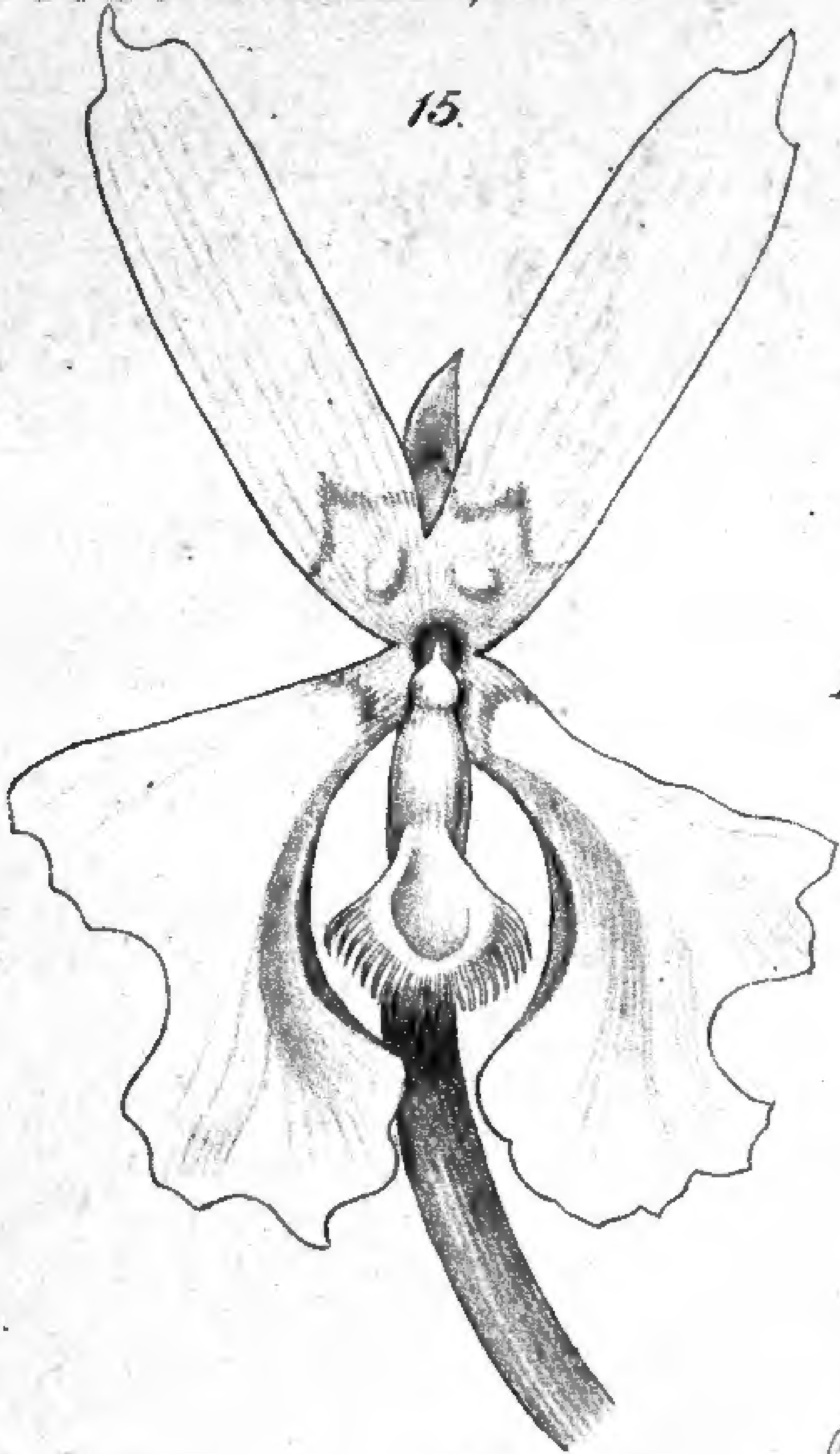
12


9


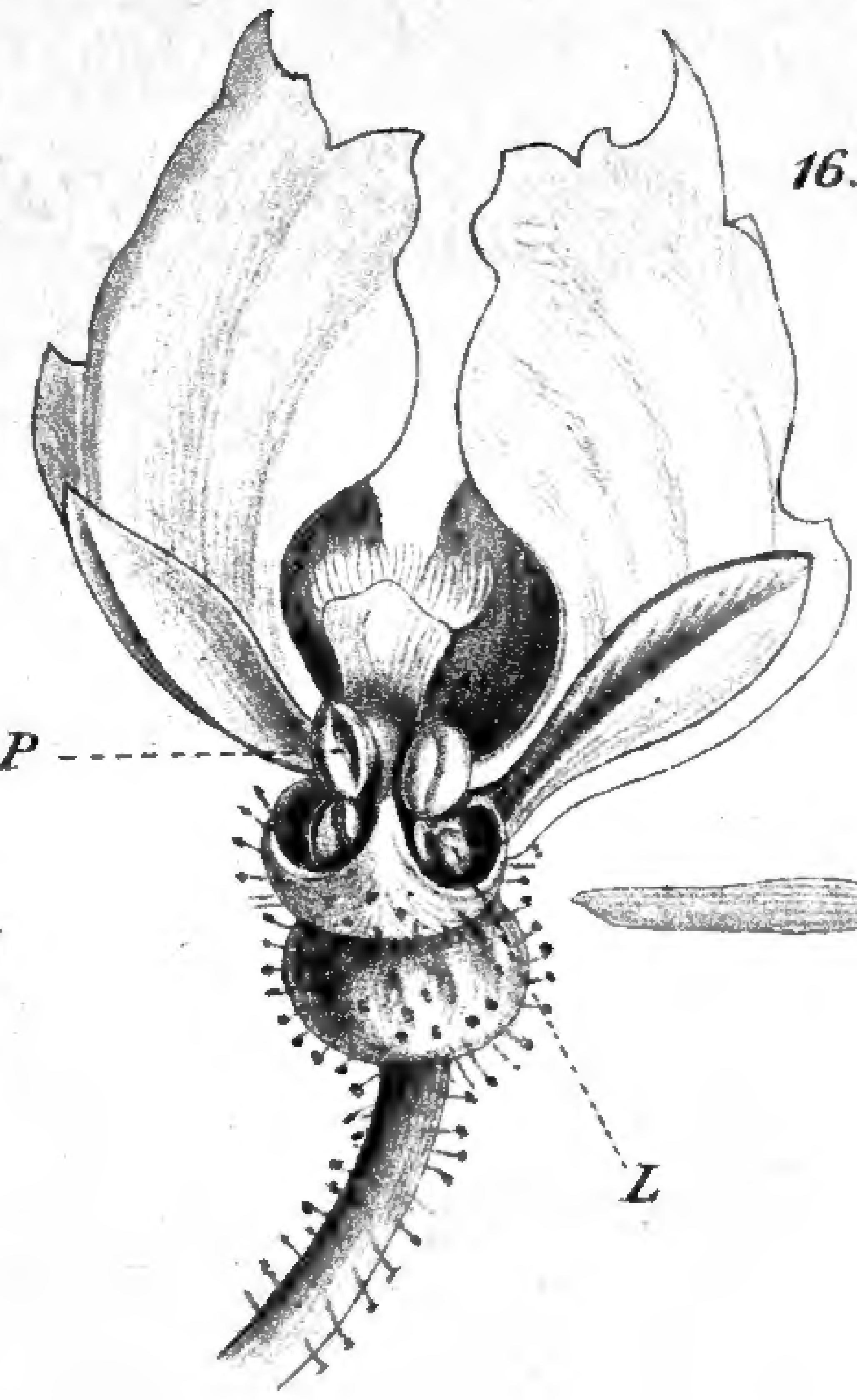
5


E.J. Thomas, Lith. Inst. Berlin S. 53

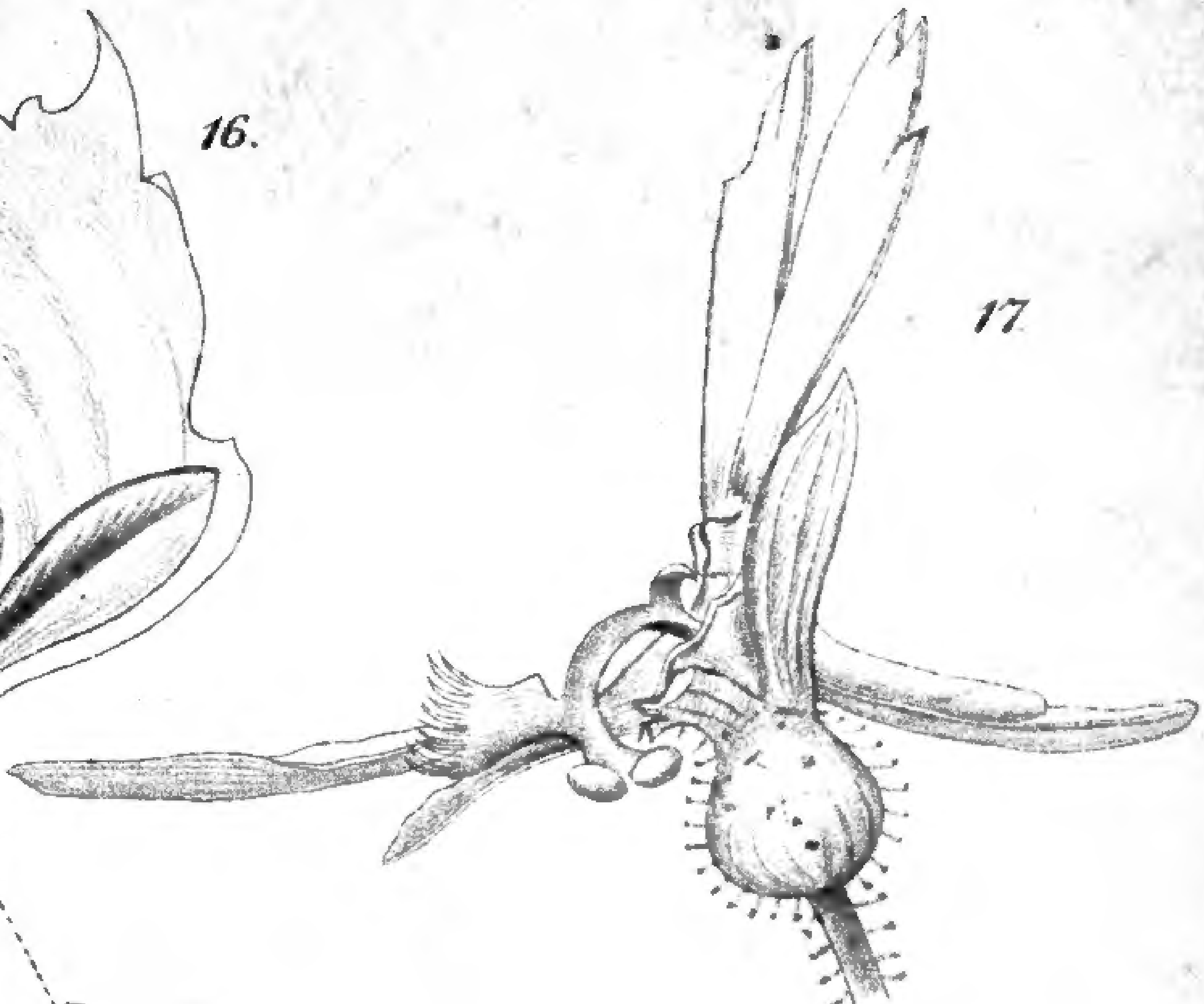
15.



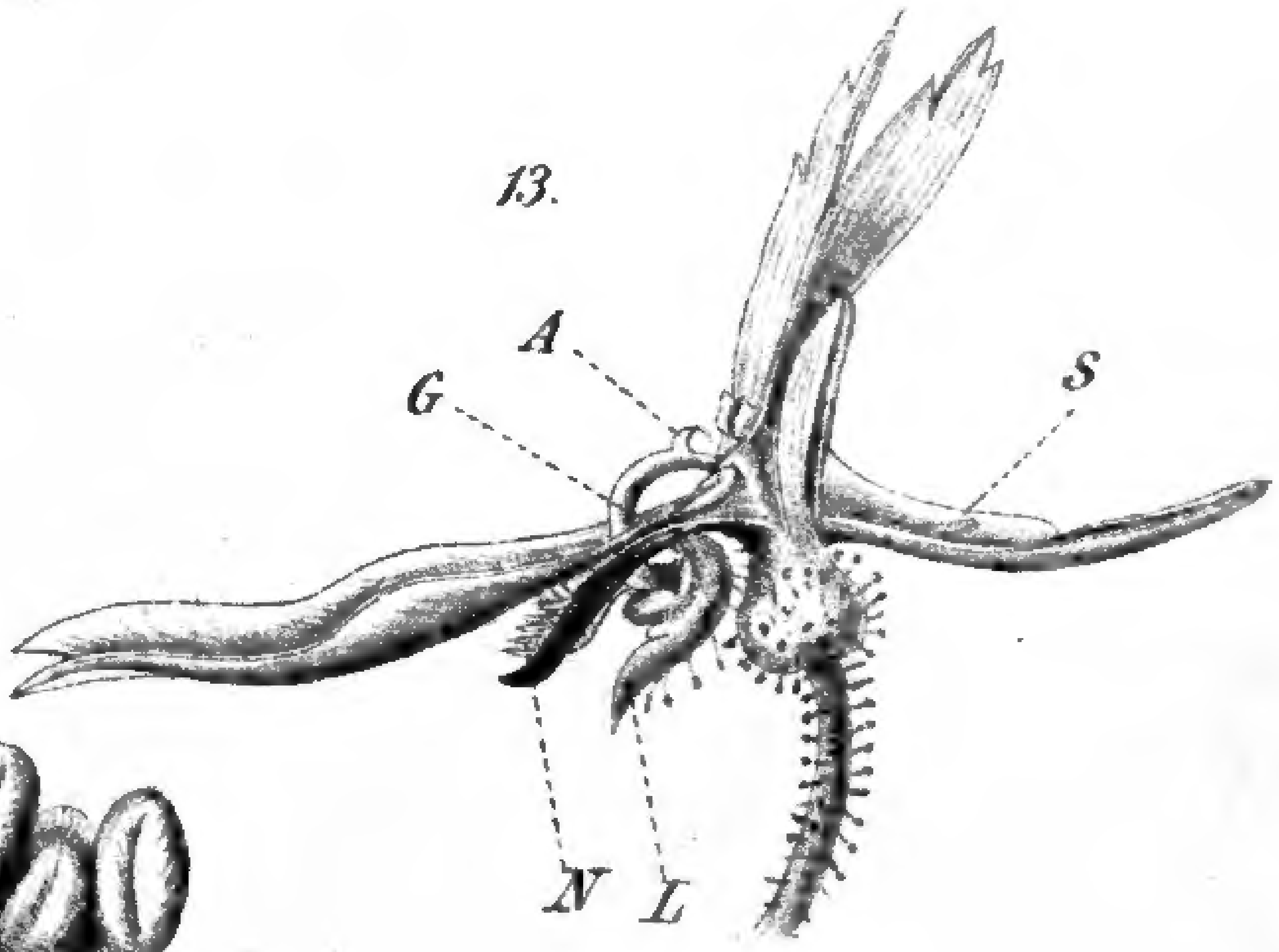
16.



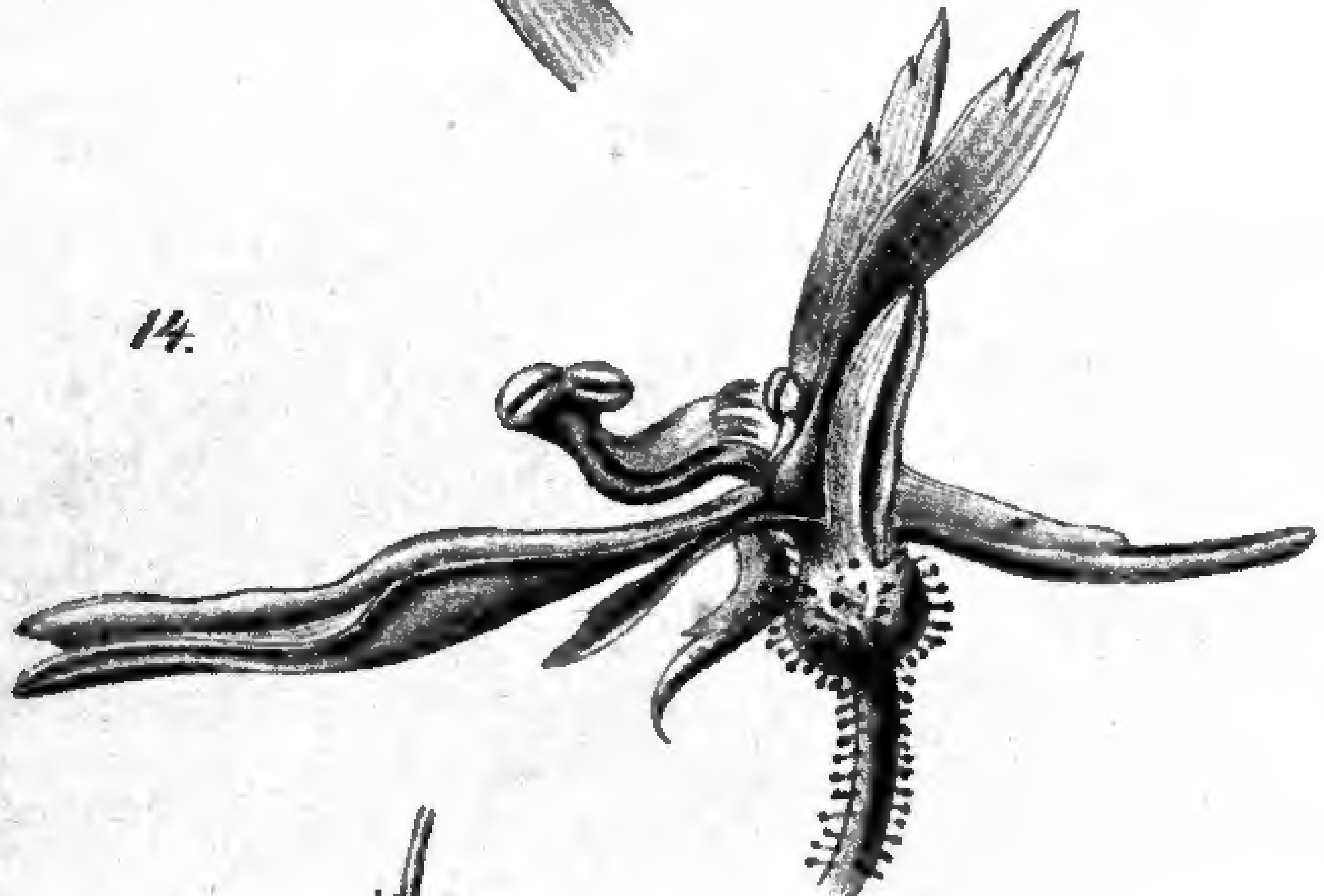
17.



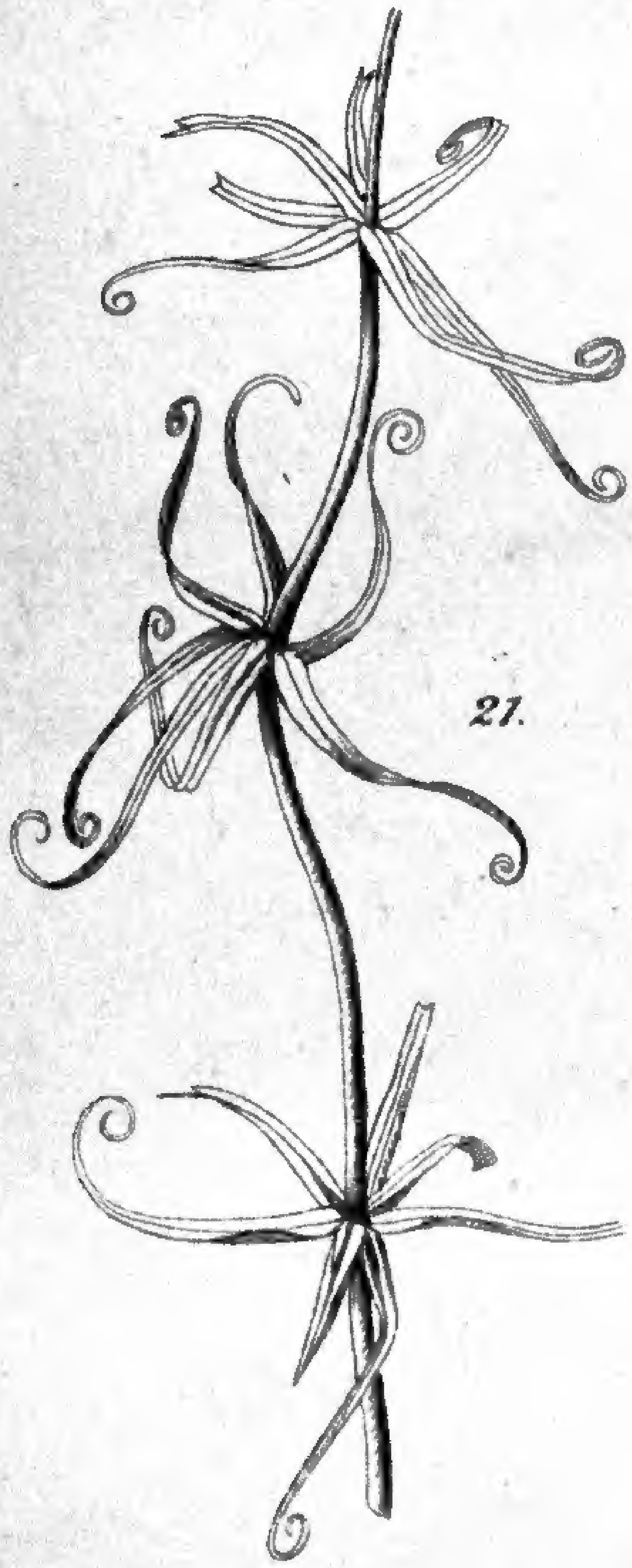
13.



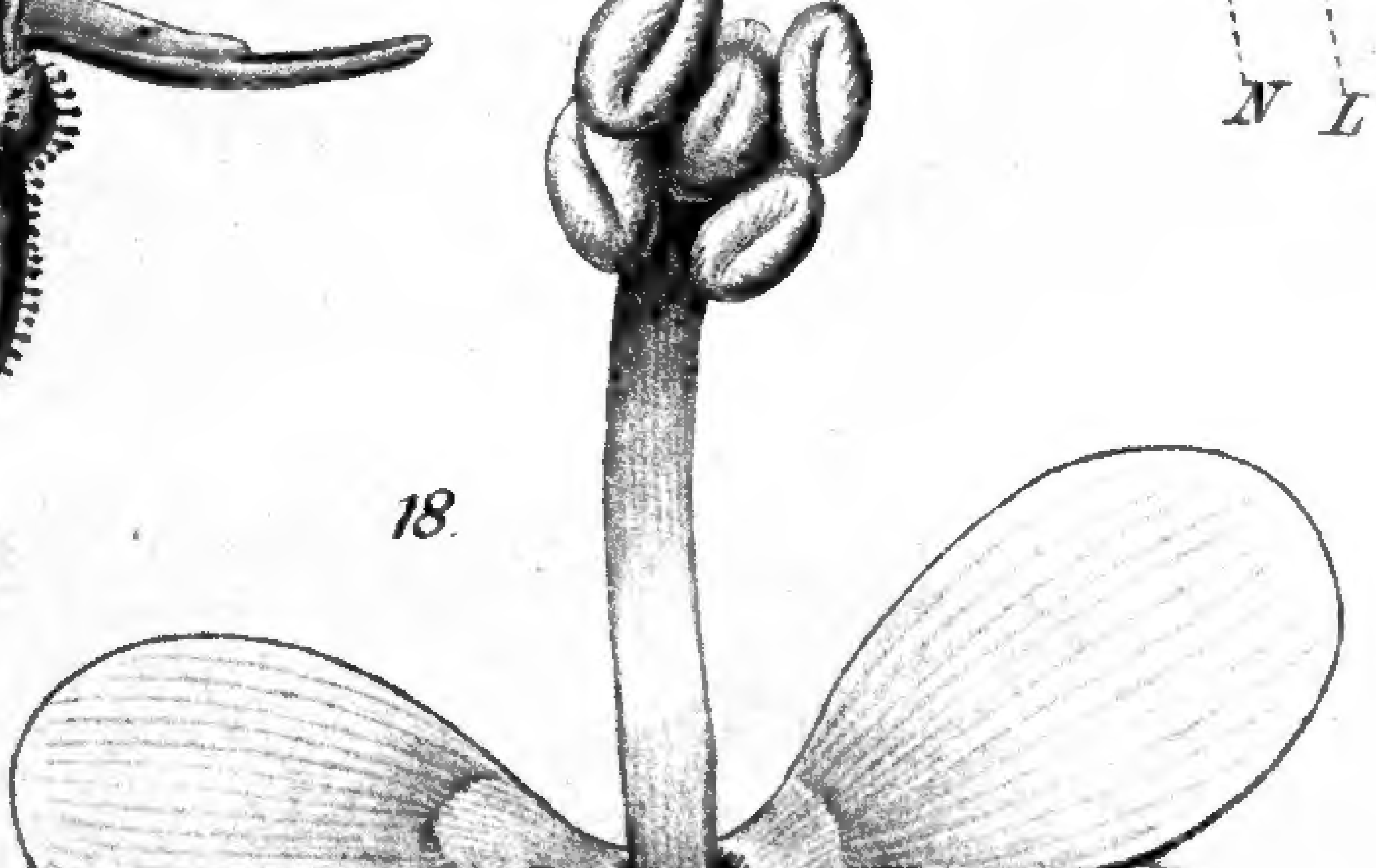
14.



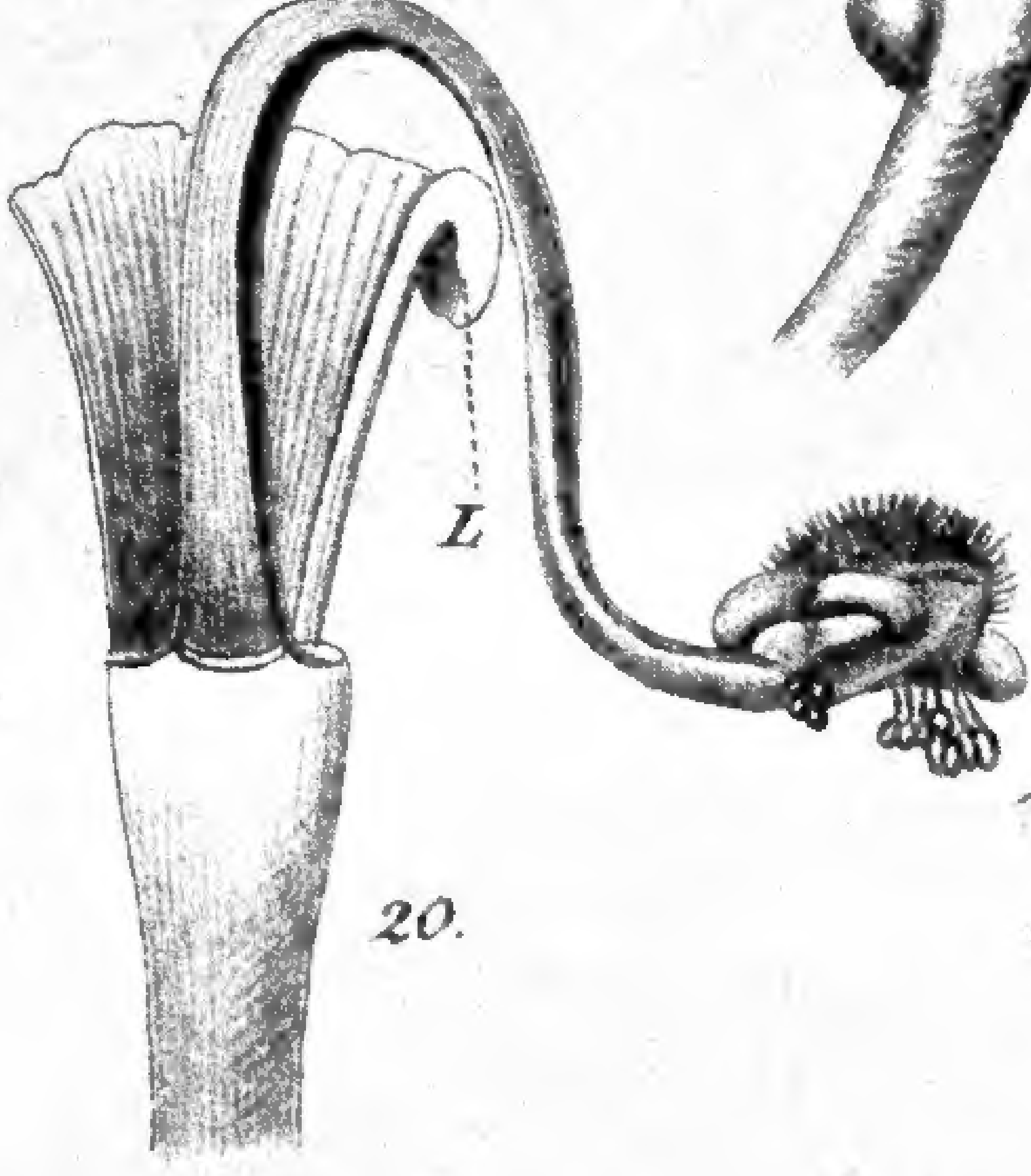
21.



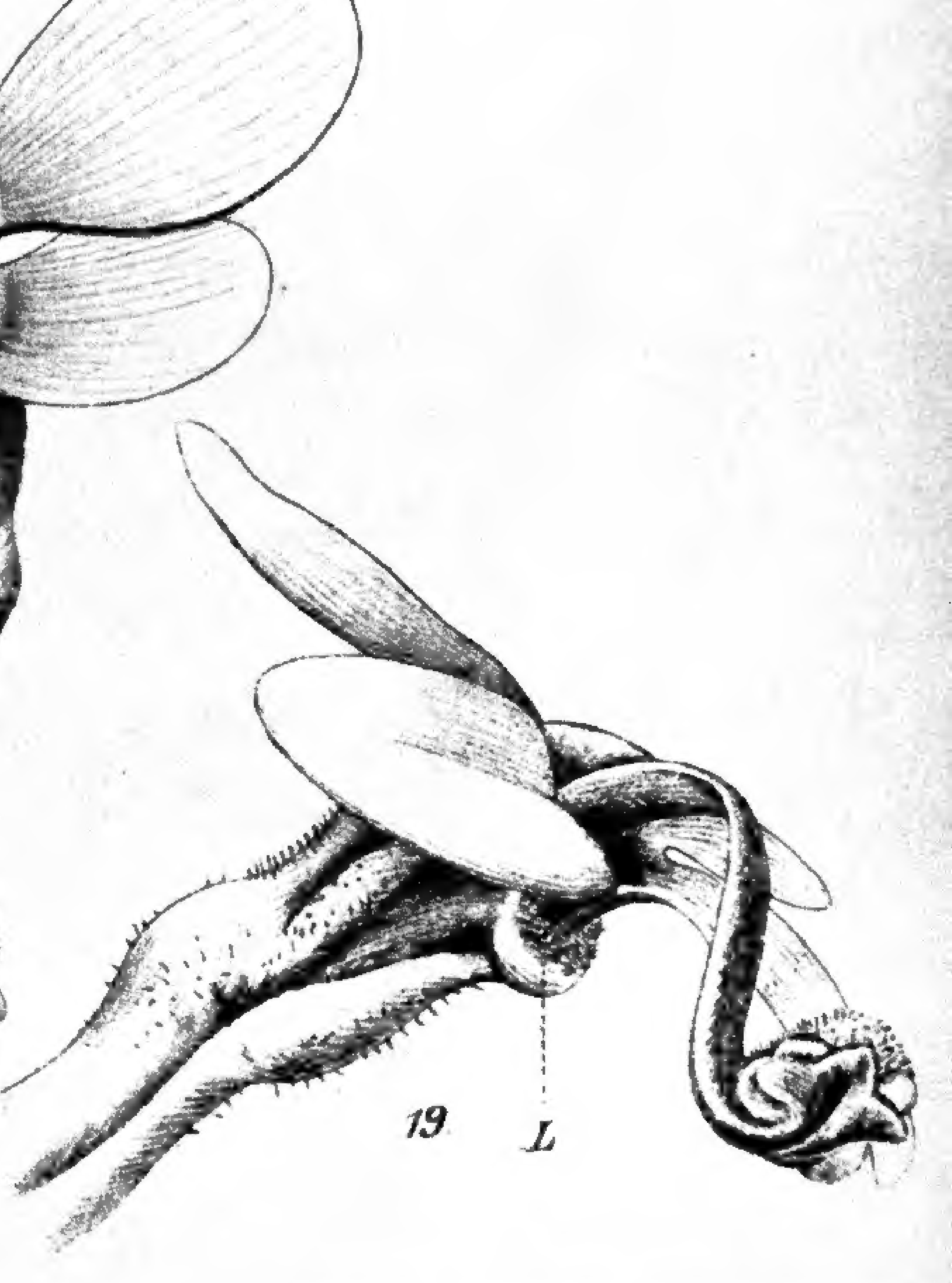
18.



20.



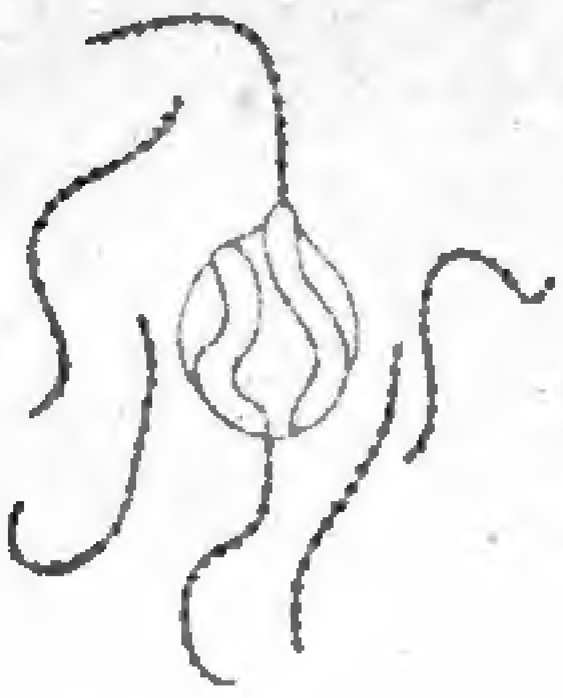
19.



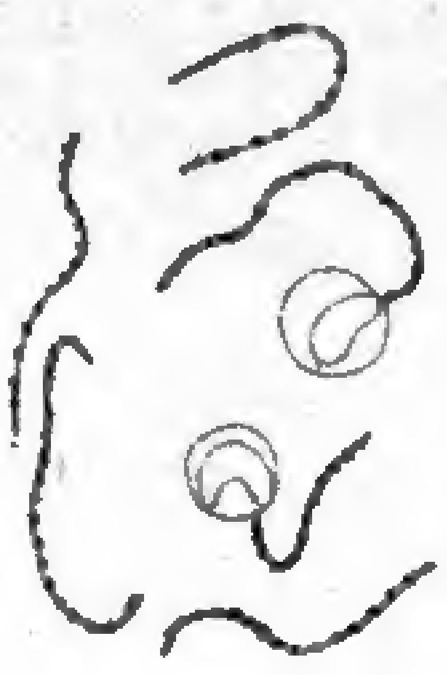
L.J.Thomas, Lith.Inst., Berlin S.53

Taf XV.

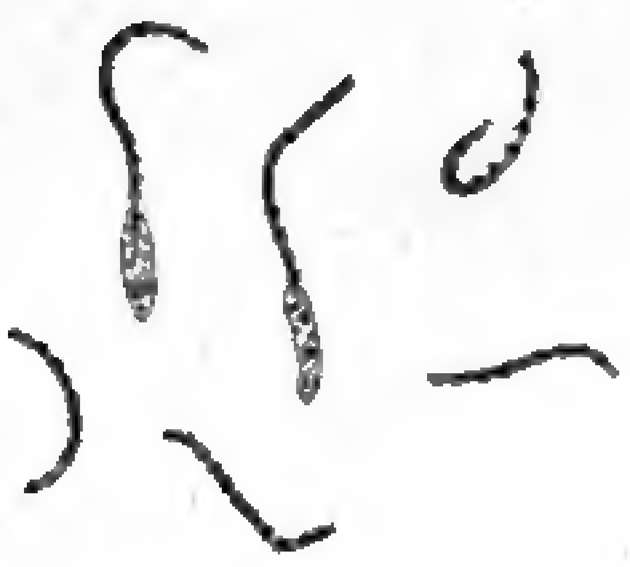
1.



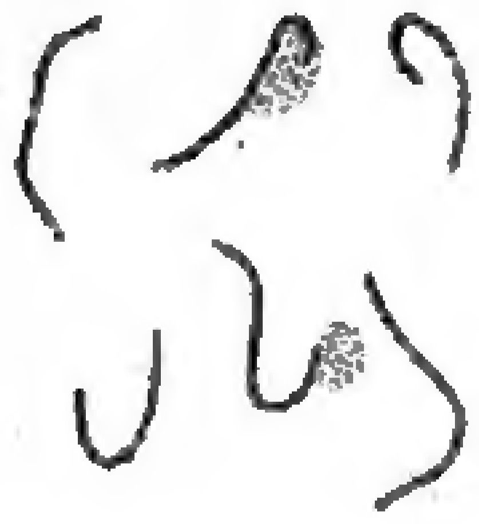
2.



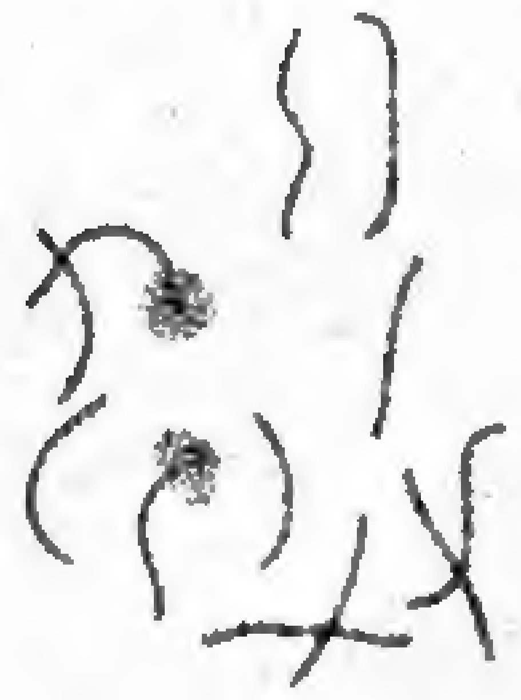
3.



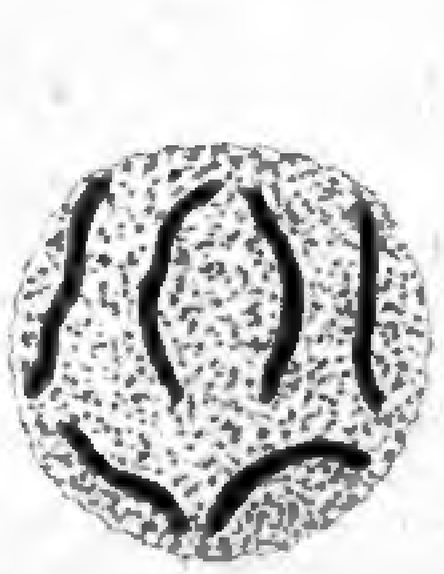
4.



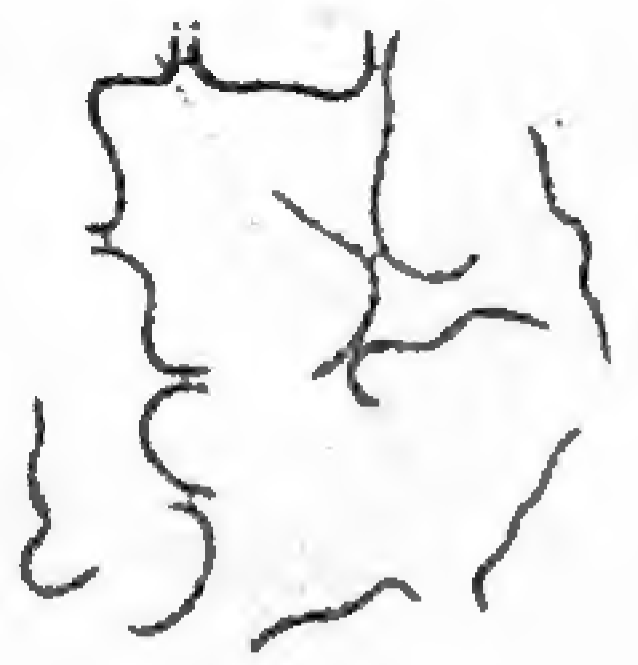
5.



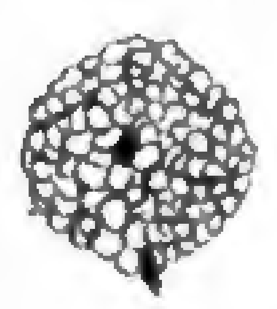
6.



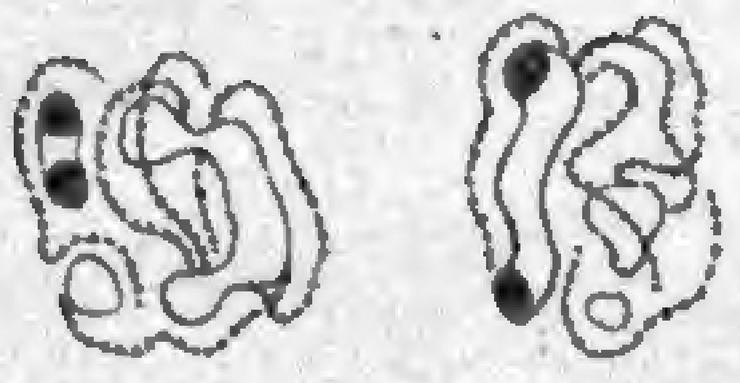
7.



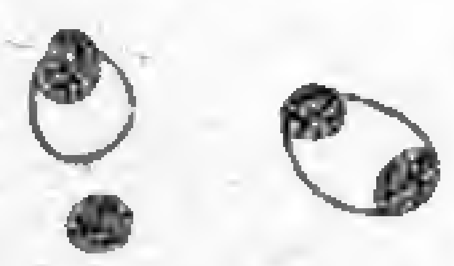
8.



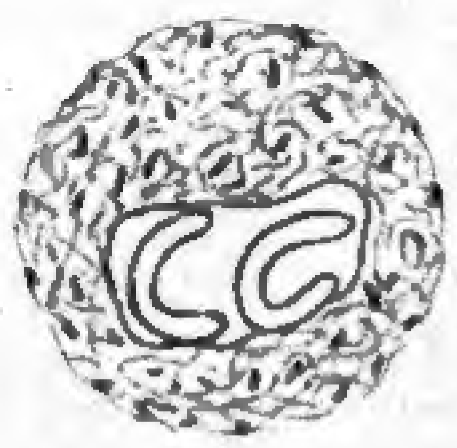
9.



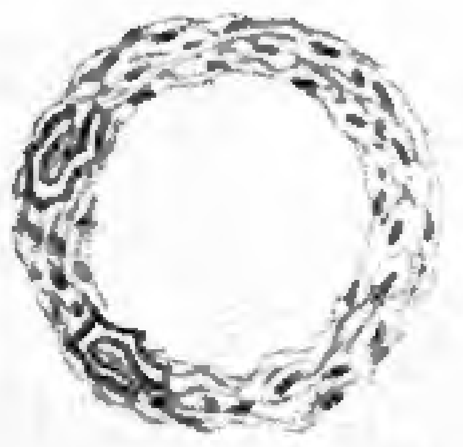
10.



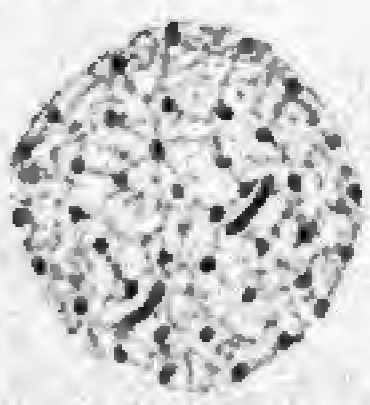
11.



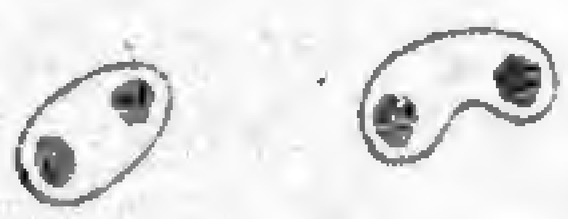
12.



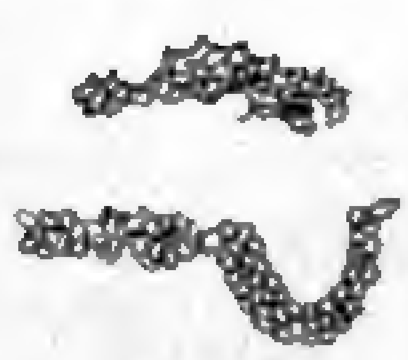
13.



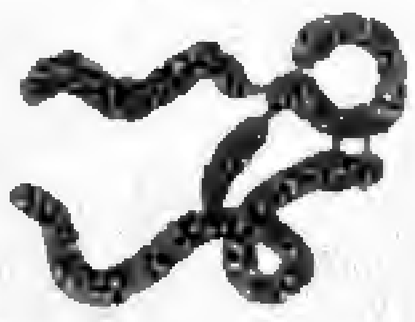
14.



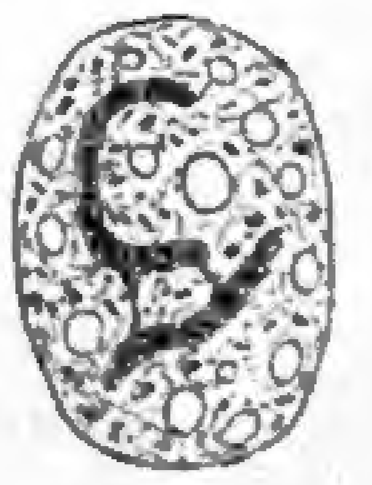
15.



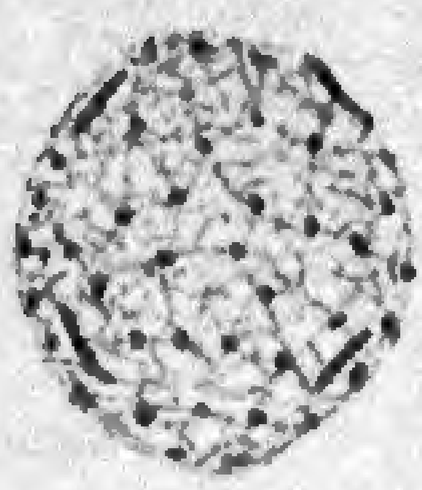
16.



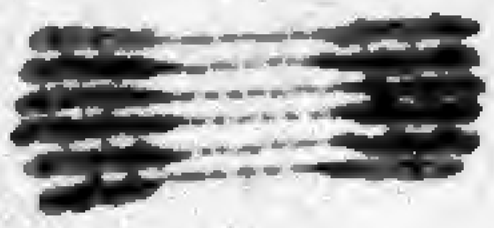
17.



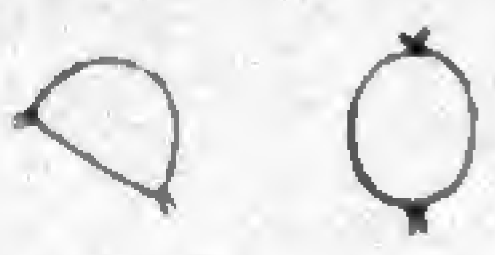
18.



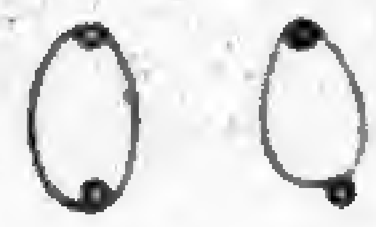
19.



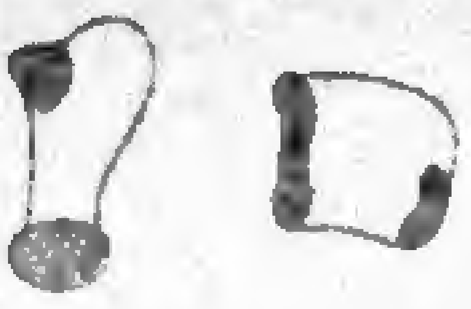
20.



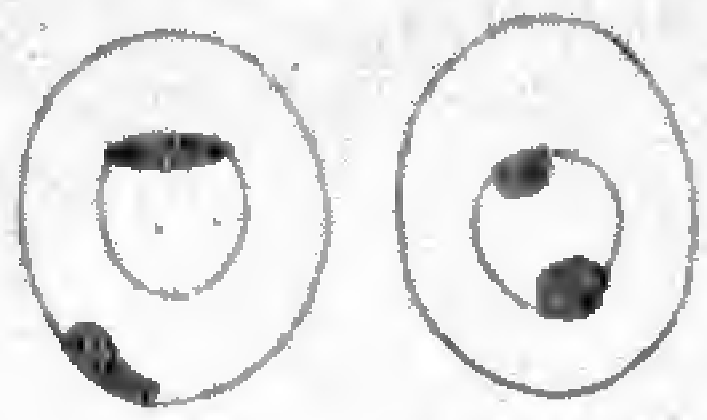
21.



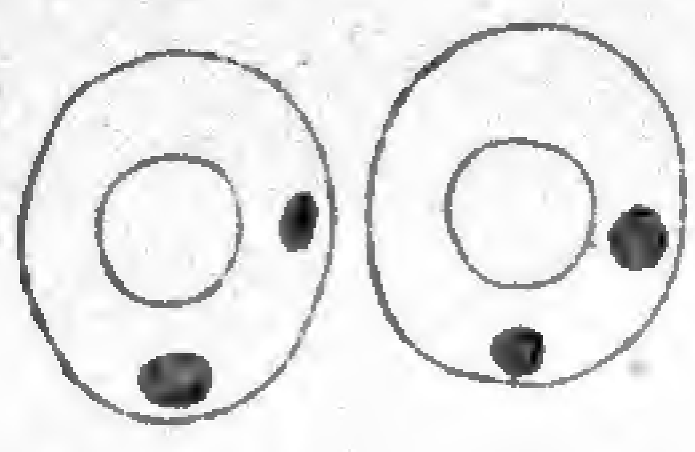
22.



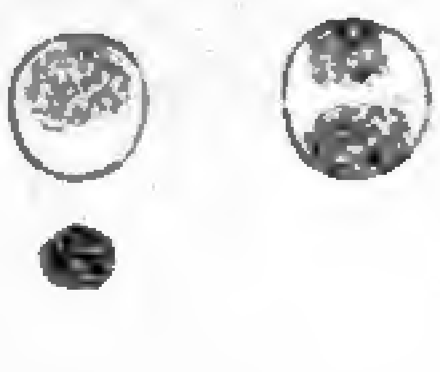
23.



24.

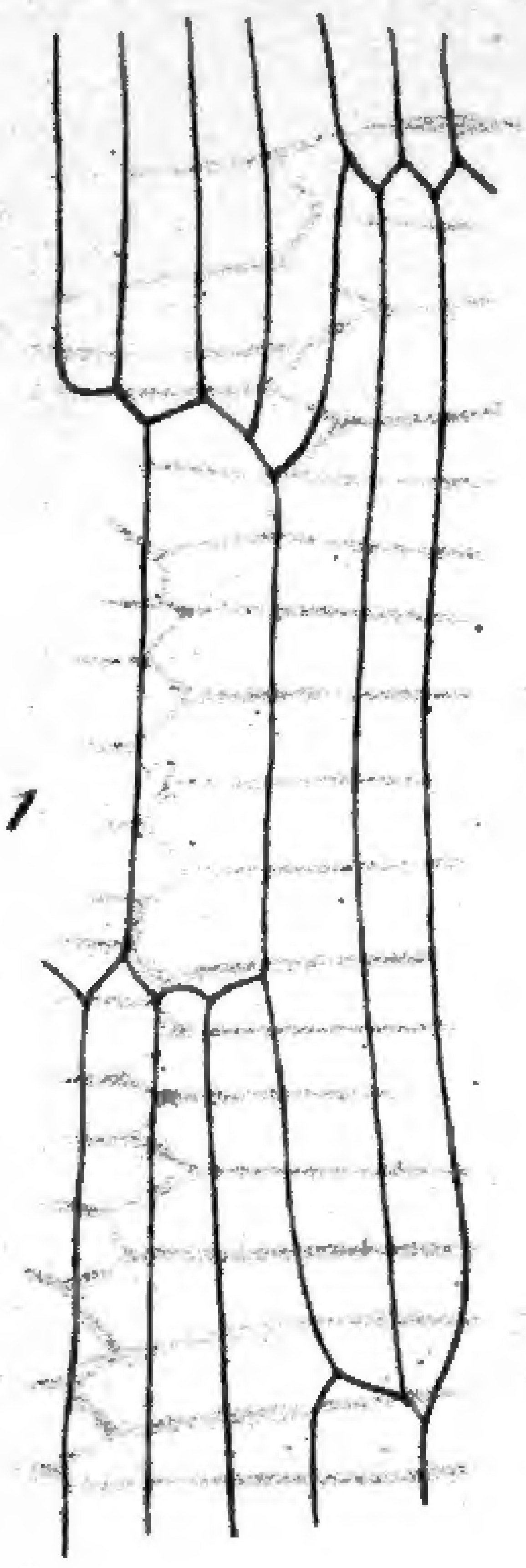


25.

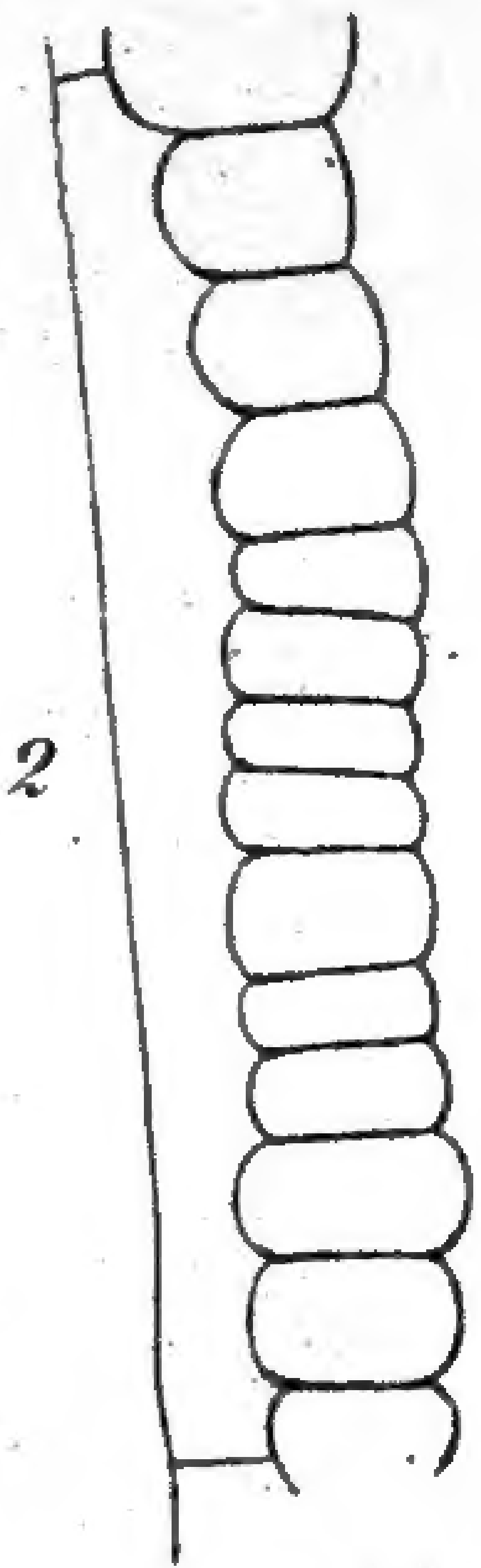


L. J. Thomas Lith. Inst., Berlin S. 42.

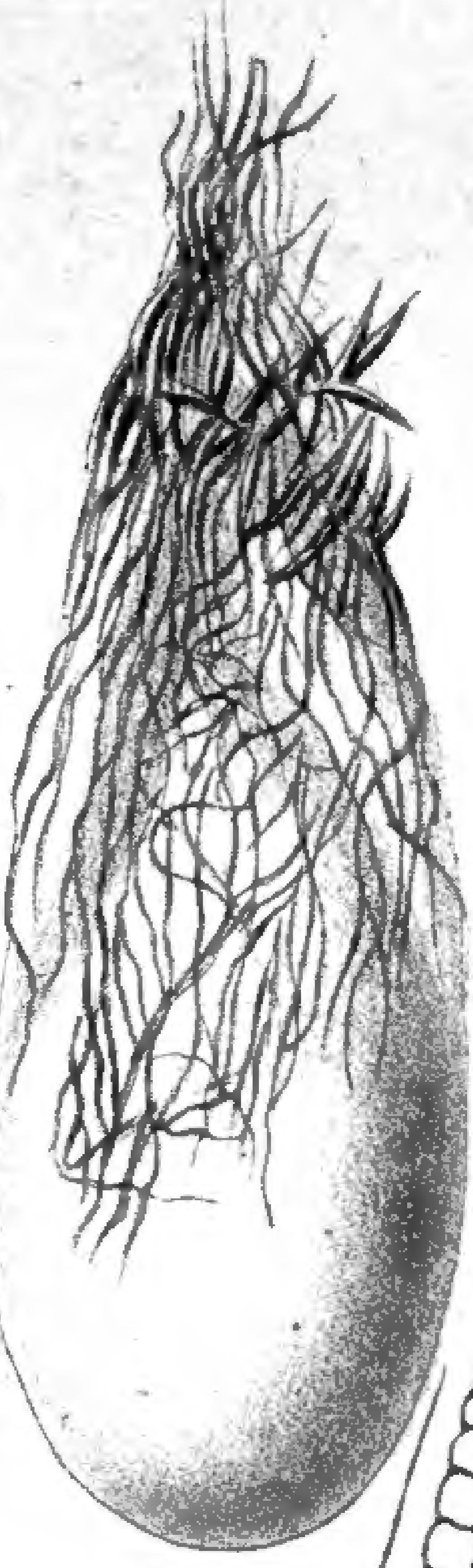
C. van Wisselingh del.



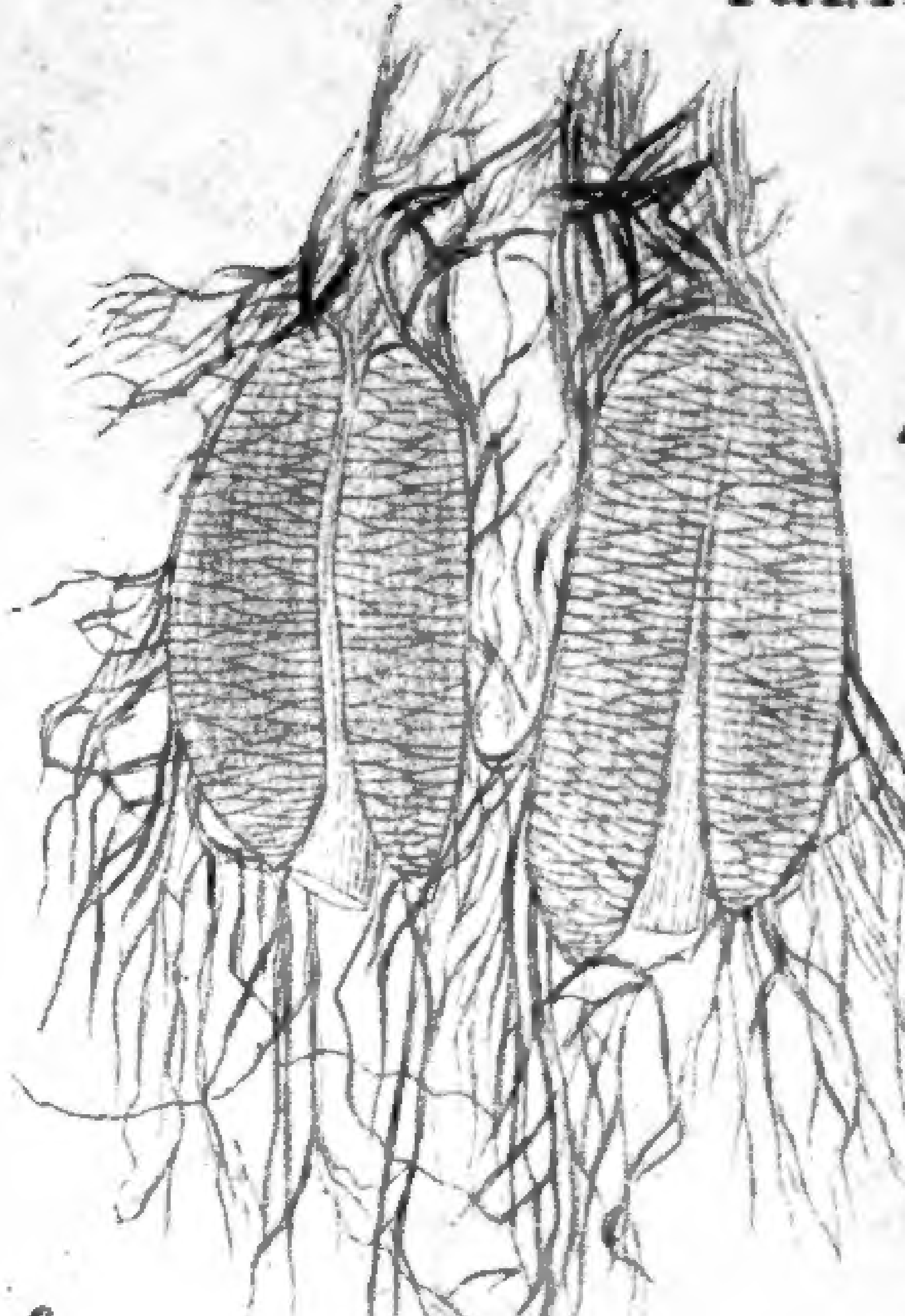
1



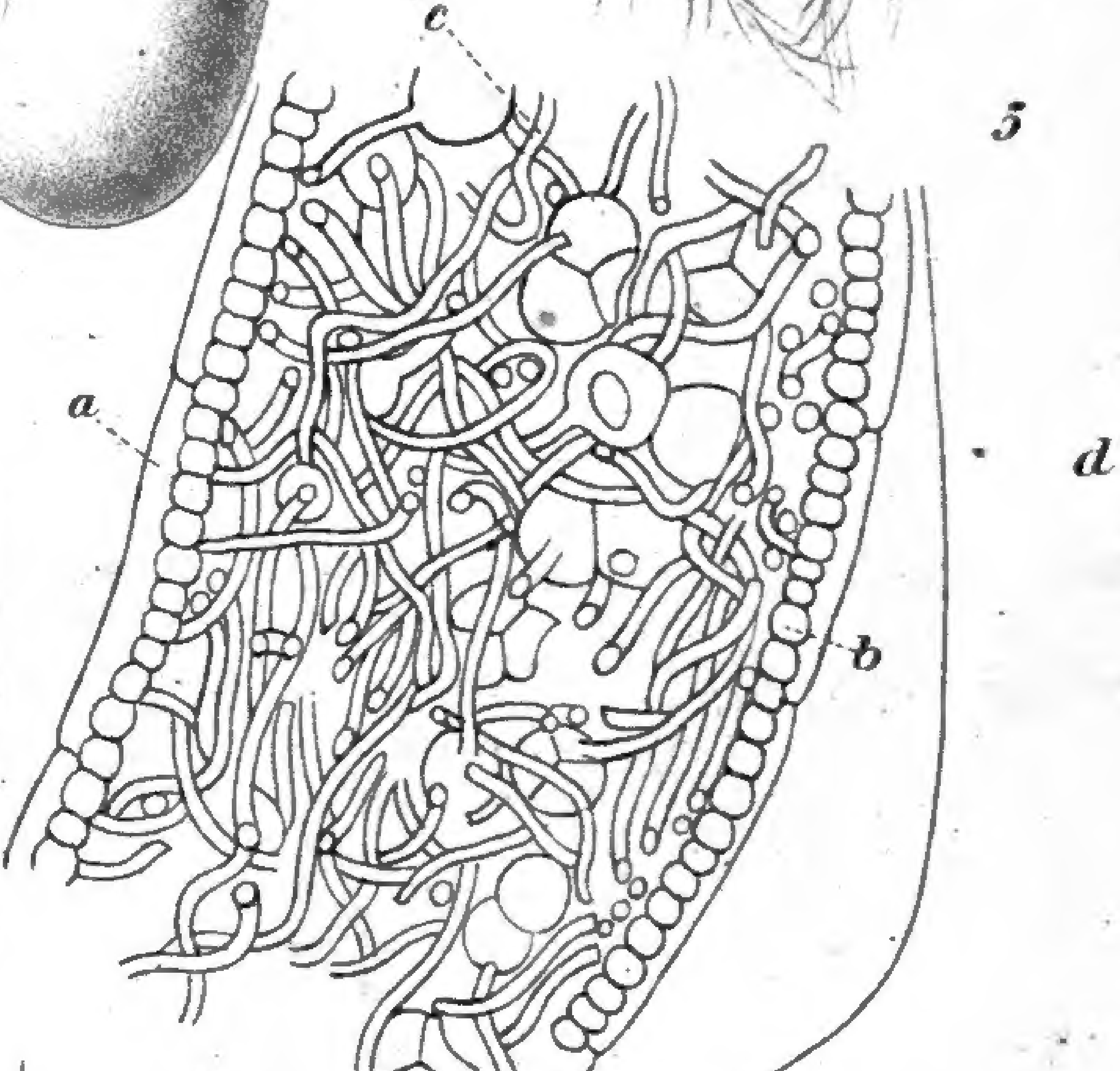
2



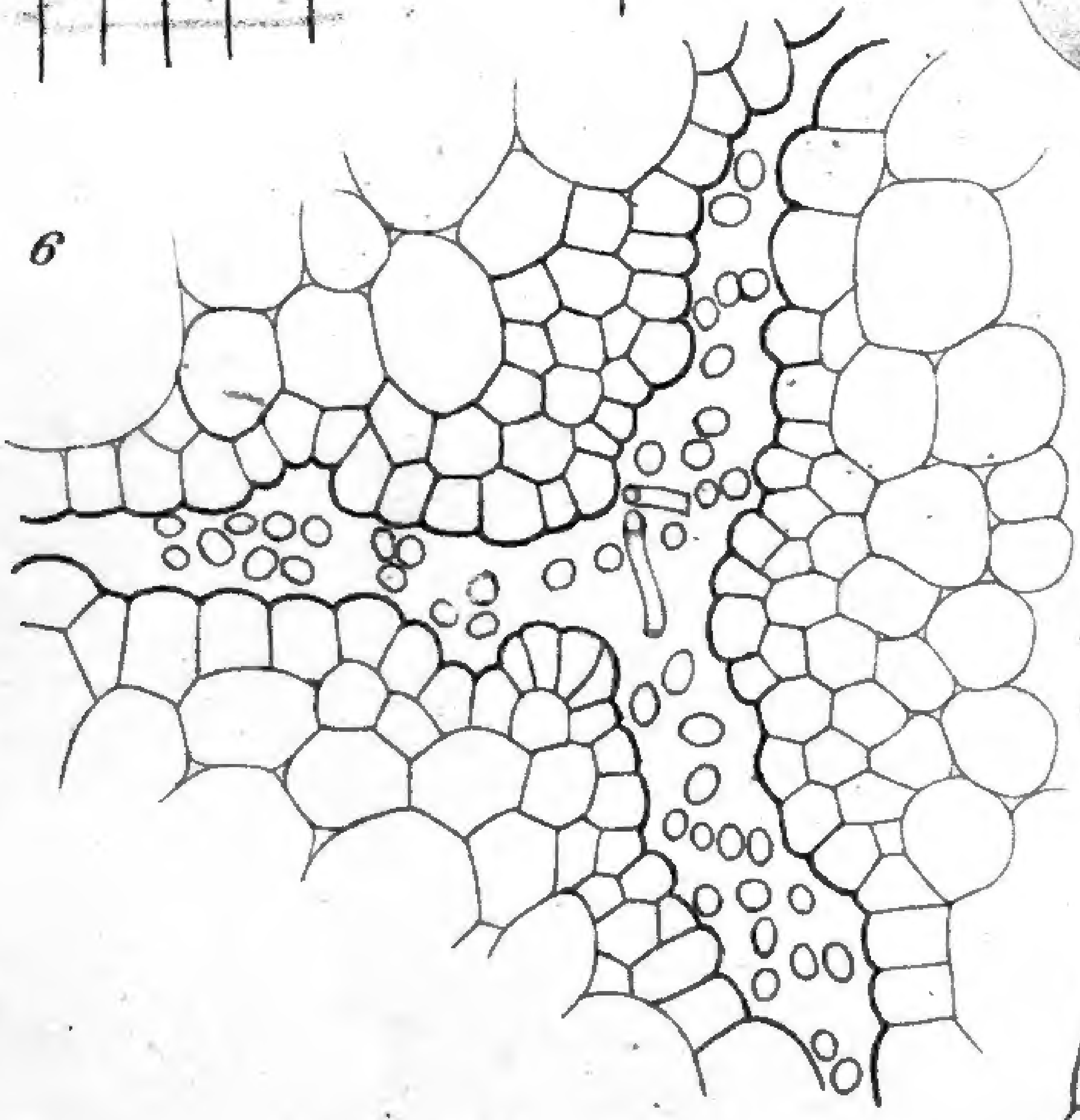
3



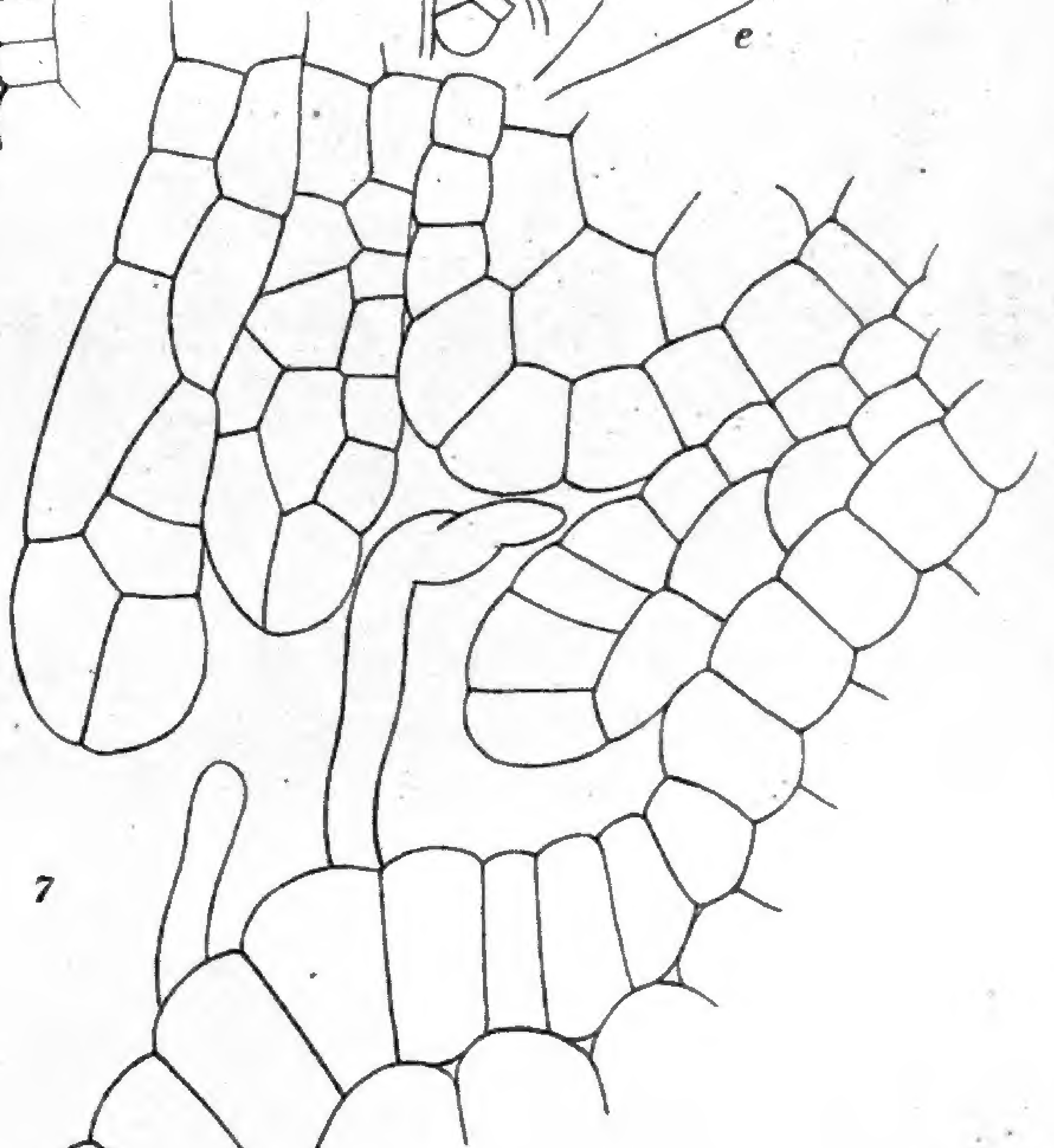
4



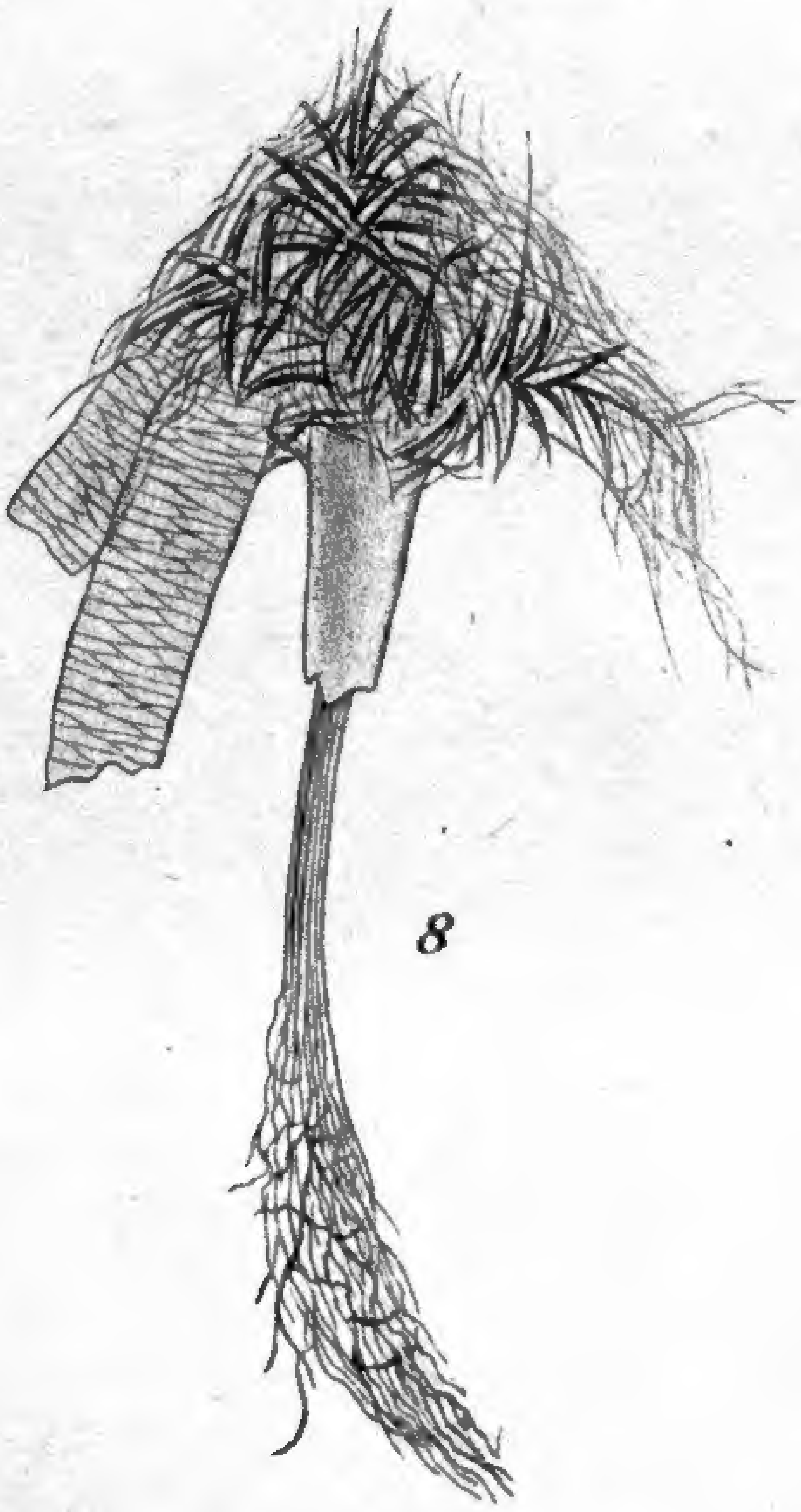
5



6



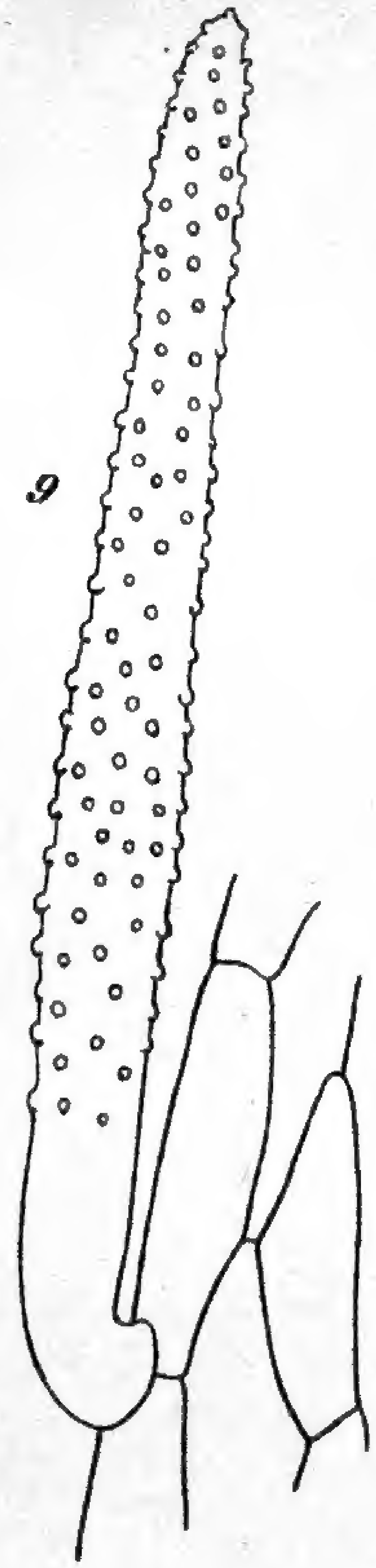
7



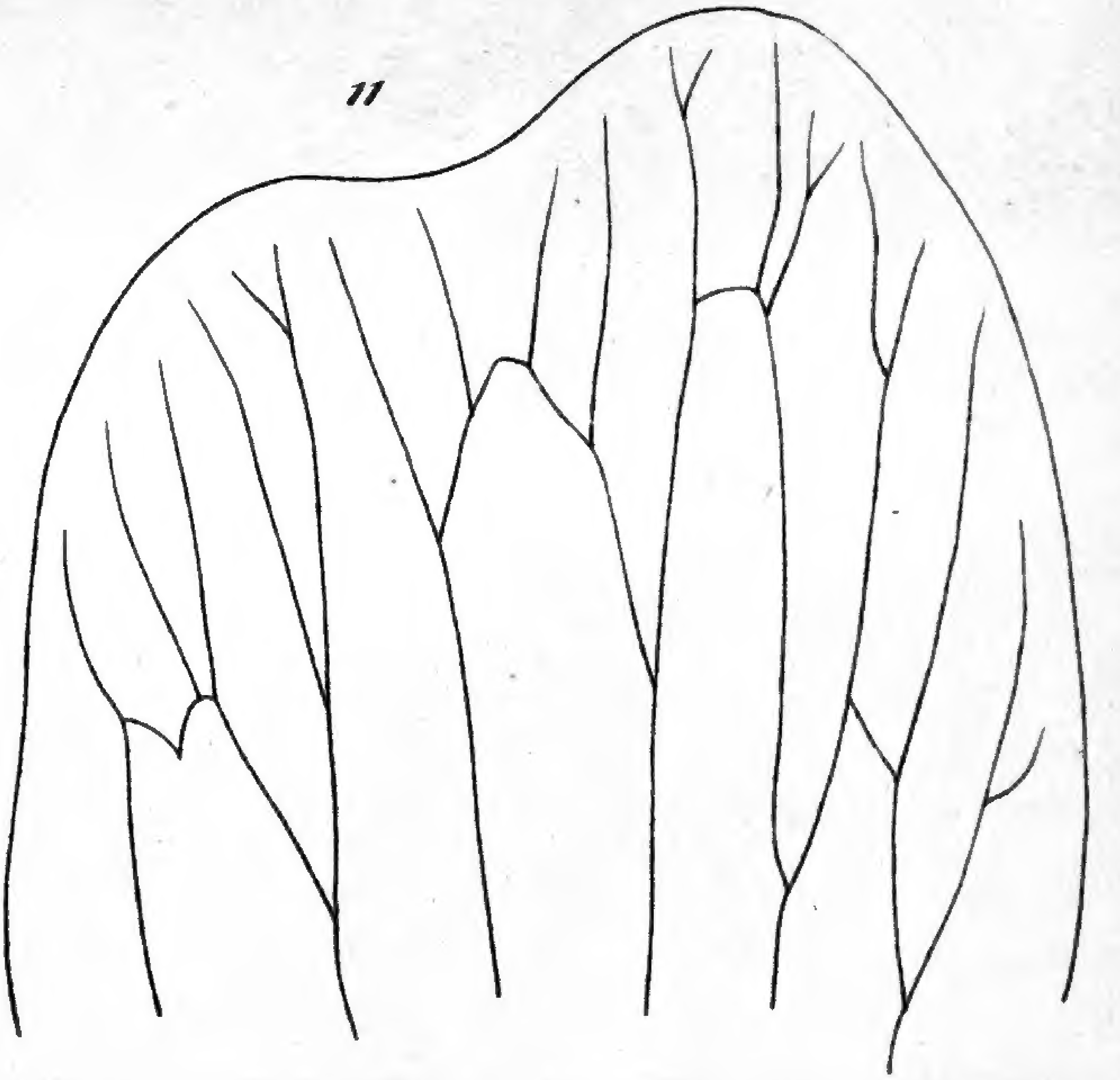
8

W. Rössler u. Frl. Magen gez.

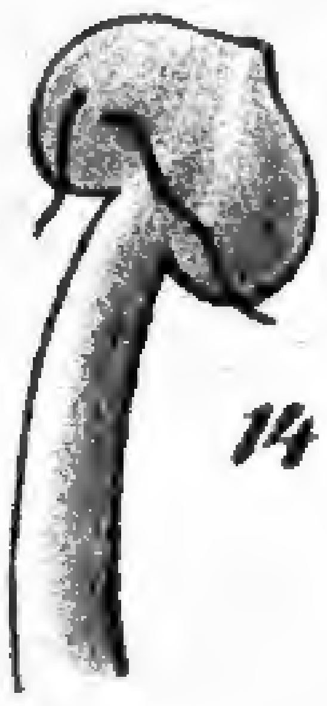
L. J. Thomas, Lith. Inst. Berlin S.53.



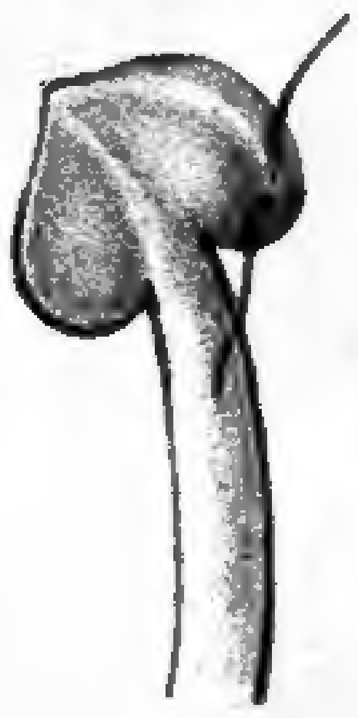
9



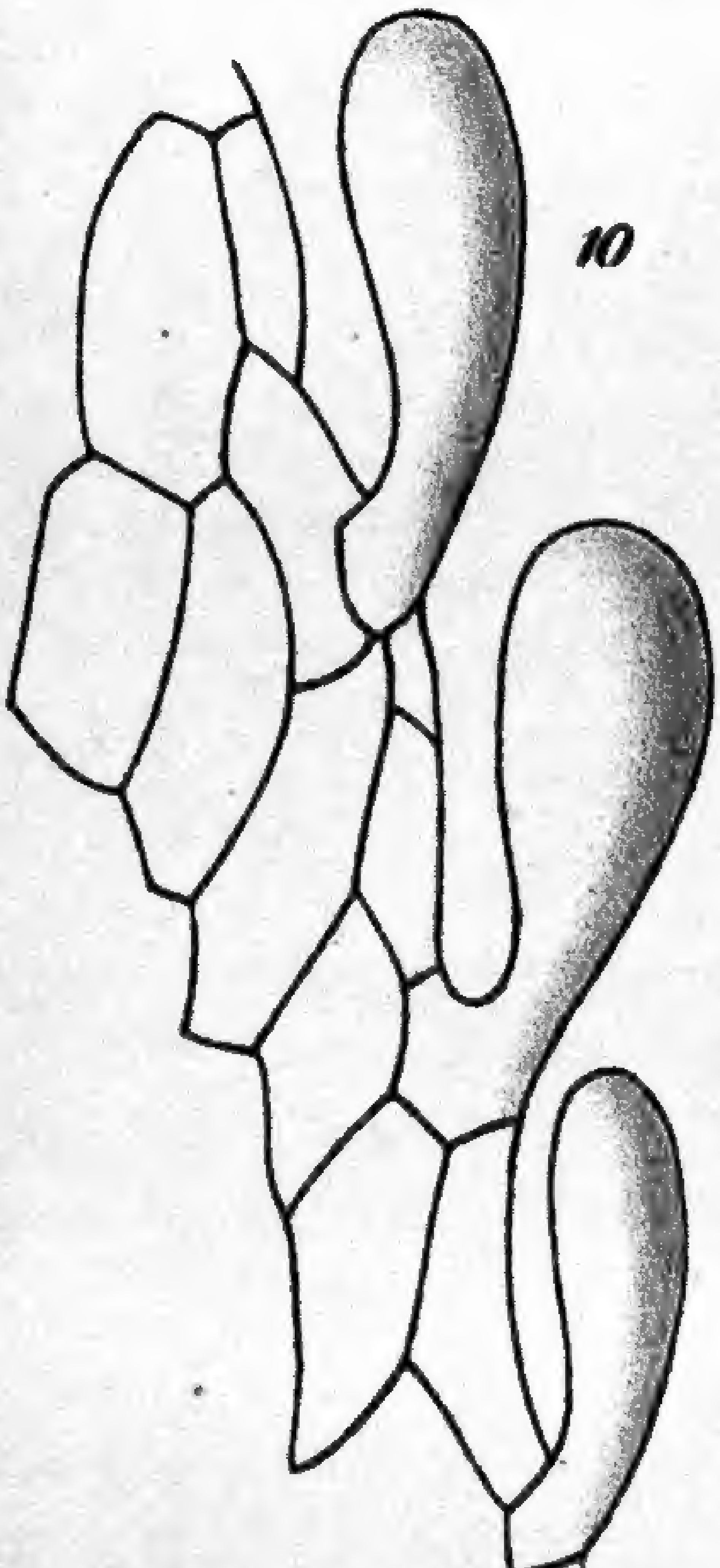
11



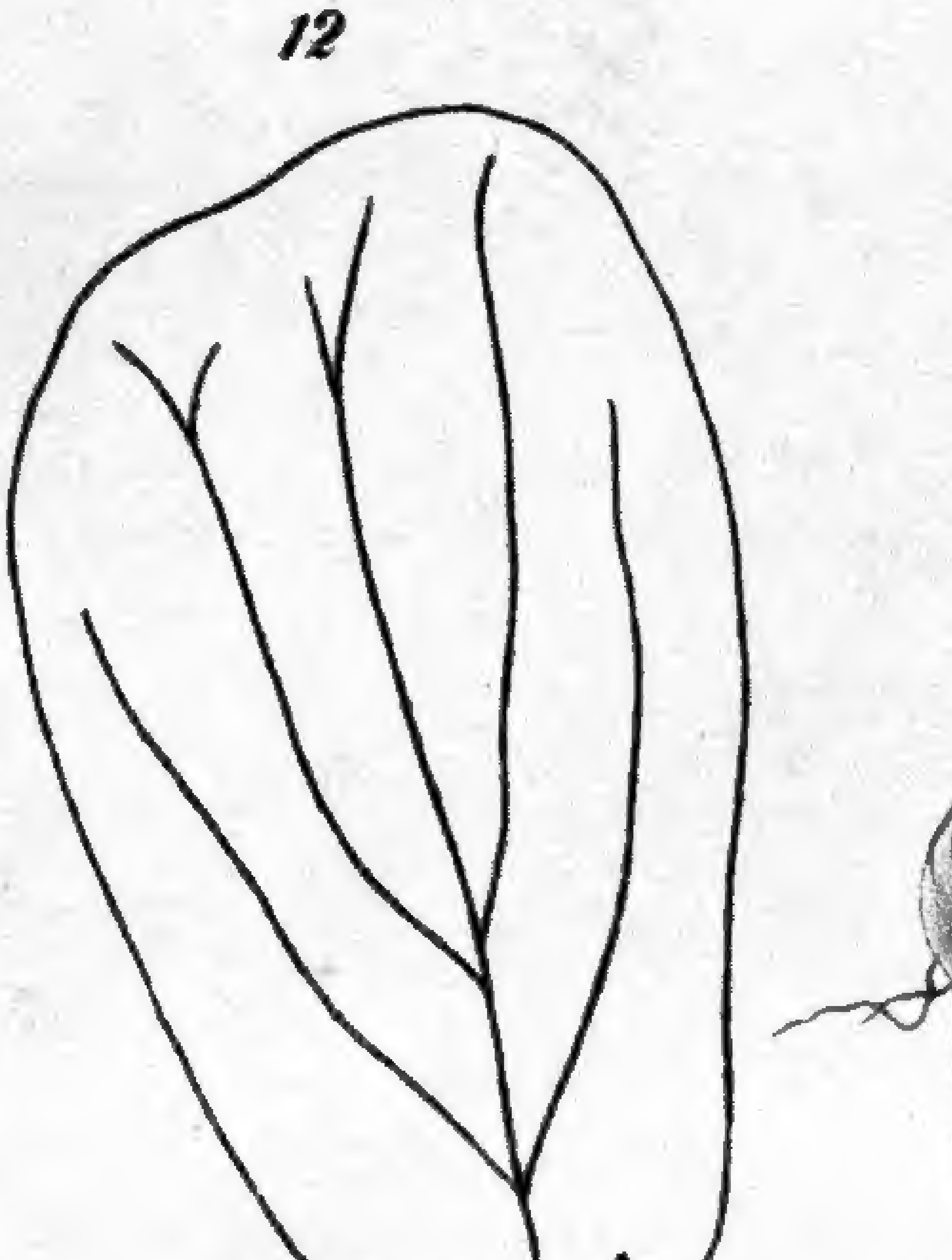
14



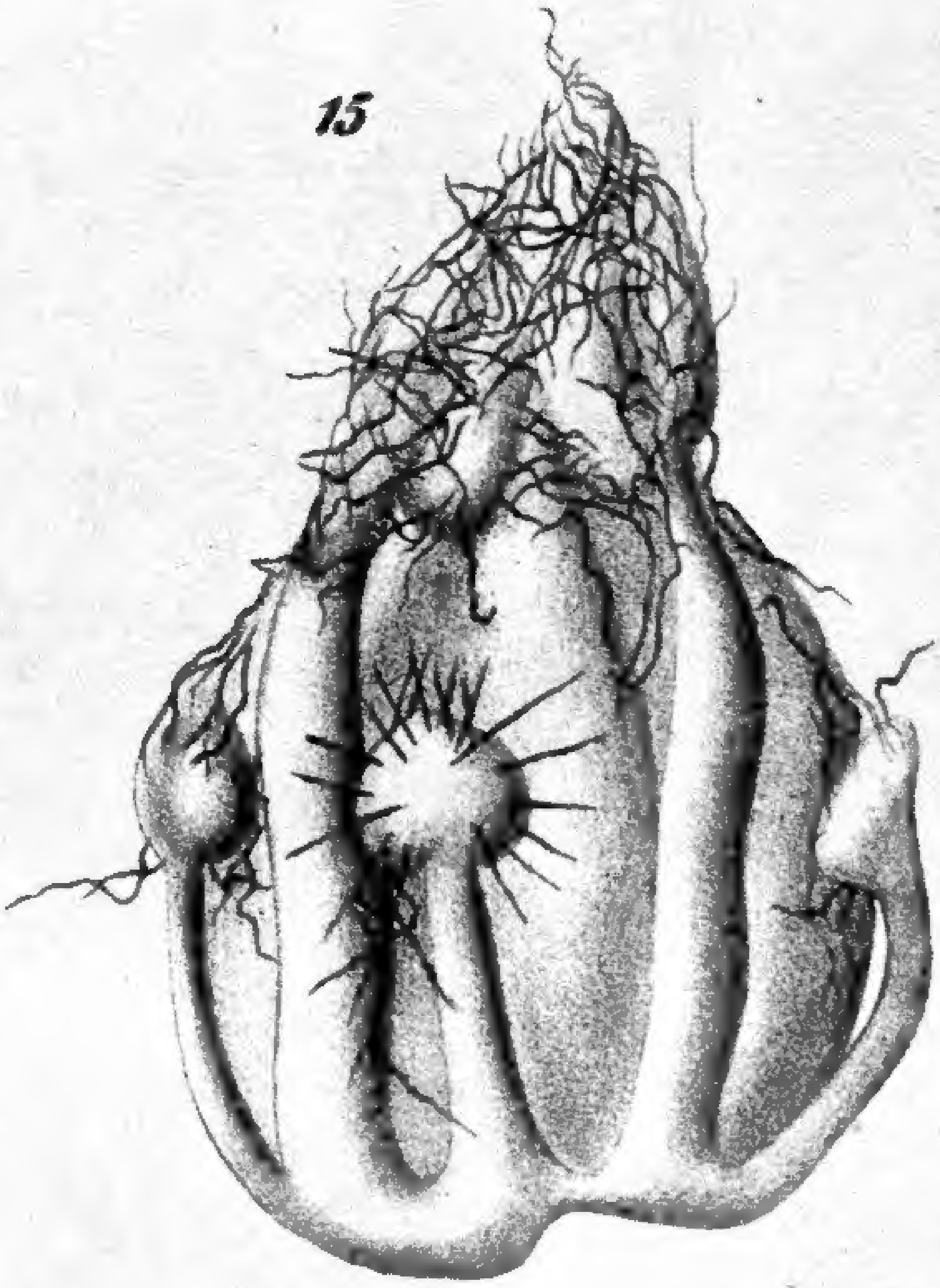
13



10



12



15

W. Rössler u. Frl. Mager gez.

L. J. Thomas, Lith. Inst. Berlin S.53